

N^o D'ORDRE :
2208
SÉRIE A
N^o SÉRIE 1339

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Andrée MONNIER-DUMONT

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE DE LA CONCENTRATION DES LIQUIDES CELLULAIRES VÉGÉTAUX. — VARIATIONS SAISONNIÈRES DE CETTE CONCENTRATION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

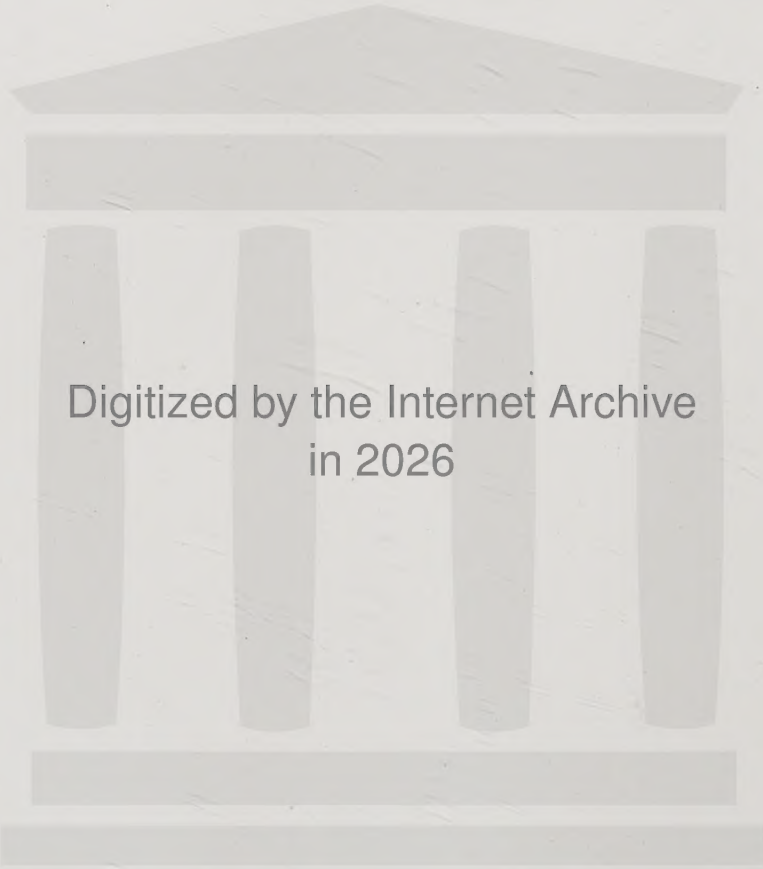
1932 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE.....	<i>Président.</i>
LUTAUD.....	} <i>Examineurs.</i>
COMBES.....	

CAHORS

IMPRIMERIE TYPOGRAPHIQUE A. COUESLANT
(Personnel intéressé)

1932



Digitized by the Internet Archive
in 2026

N^o D'ORDRE :
2208
SÉRIE A
N^o SÉRIE 1339

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Andrée MONNIER-DUMONT

1^{re} THÈSE. — ÉTUDE DE LA CONCENTRATION DES
LIQUIDES CELLULAIRES VÉGÉTAUX. —
VARIATIONS SAISONNIÈRES DE CETTE
CONCENTRATION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1932 devant la Commission d'examen

MM. LAPICQUE.....	<i>Président.</i>
LUTAUD.....	} <i>Examineurs.</i>
COMBES.....	

CAHORS
IMPRIMERIE TYPOGRAPHIQUE A. COUSSLANT
(Personnel intéressé)

1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe
Doyen honoraire. M. MOLLIARD.

Professeurs hon. H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.

E. GOURSAT..... Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET..... Electrotechnique générale.
F. WALLERANT... Minéralogie.
P. PAINLEVÉ..... Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY.... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Emile BOREL..... Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM..... Physique.
M. MOLLIARD.... Physiologie végétale.
E. CARTAN..... Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
Jean PERRIN..... Chimie physique.
L. LAPICQUE..... Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE.... Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN..... Chimie générale.
L. MARCHIS..... Aviation.
E. VESSIOT..... Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON..... Physique générale.
J. DRACH..... Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY... Physique.
R. LESPIEAU..... Théories chimiques.
P. PORTIER..... Physiologie comparée.
Charles PÉREZ... Zoologie.
E. BLAISE..... Chimie organique.
P.-A. DANGEARD. Botanique.
Léon BERTRAND.. Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD..... Biologie expérimentale.
G. JULIA..... Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTEL.... Mécanique rationnelle.
V. AUGER..... Chimie appliquée.
P. WINTREBERT. Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
Eugène BLOCH.. Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE..... Étude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT... Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... Géologie.
P. PASCAL..... Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN. Théories physiques.
E. ESCLANGON.. Astronomie.
H. BÉNARD..... Mécanique expérimentale des fluides.
G. MAUGUIN..... Minéralogie.
L. BLARINGHEM.. Botanique.
A. GUILLIERMOND. Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY..... Mathématiques générales.
A. DUFOUR..... Physique (P.C.N.).
H. BÉGHIN..... Mécanique physique et expérimentale.



E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseigt P.C.N.).	M ^{me} RAMART-Lucas	Chimie organique.
A. GUILLET.....	Physique.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	PAUTHENIER.....	Physique (P. C. N.)
A. MICHEL-LÉVY..	Pétrographie.	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
A. DEREIMS.....	Géologie.	DE BROGLIE.....	Théories physiques.
H. MOUTON.....	Chimie physique.	LABROUSTE.....	Physique du Globe.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	FREUNDLER.....	Chimie (P. C. N.).
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	PRENANT.....	Zoologie.
ROBERT-LÉVY...	Zoologie.	P. JOB.....	Chimie générale.
A. DEBIERNE.....	Radioactivité.	CHRÉTIEN.....	Optique appliquée.
E. DARMOIS.....	Physique.	BOHN.....	Zoologie (P. C. N.).
G. BRUHAT.....	Physique.	BOURGUEL.....	Chimie (P. C. N.).
F. PICARD.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	COMBES.....	Sciences naturelles (P.C.N.).
L. JOLEAUD.....	Paléontologie	GARNIER.....	Mécanique rationnelle.
M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.		

Secrétaire..... A. PACAUD.

A MA MÈRE

A MON MAITRE

M. LOUIS LAPICQUE

Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne
Membre de l'Institut

Les recherches que j'expose ici ont été entreprises et menées à bien au laboratoire de Physiologie générale de la Sorbonne sous la direction de M. le Professeur Lapicque. Je lui exprime ma profonde gratitude pour m'avoir admise parmi ses élèves et initiée à la recherche scientifique. Je le remercie de m'avoir fait connaître la joie du travail expérimental et de ne m'avoir point ménagé ni les suggestions ni les encouragements, surtout lorsque, au cours de cette étude, les résultats paraissaient d'interprétation difficile.

Je garde à Mme Lapicque une vive reconnaissance de m'avoir, par son exemple, incitée à poursuivre la recherche scientifique.

En M. Chaussin j'ai trouvé un maître attentif qui m'a libéralement fait bénéficier de son expérience en chimie agricole et m'a appris de nombreuses techniques, ce dont je le remercie sincèrement.

Je désire remercier également M. le Professeur Combes de m'avoir donné, lors de la rédaction de ce travail, ses avis autorisés qui m'ont permis d'établir le parallèle entre les résultats d'analyses chimiques partielles obtenus par lui-même et ses collaborateurs et mes résultats se rapportant à la concentration globale.

Mon amicale reconnaissance va à tous mes camarades de laboratoire pour la sympathie qu'ils n'ont cessé de me témoigner.

Il m'est agréable de mentionner qu'avant d'entrer à la Sorbonne j'ai été boursière de l'Université d'Iowa State College. Je garde un excellent souvenir de ces années d'études là-bas et je suis particulièrement reconnaissante à mes professeurs américains de leur enseignement et de leur inlassable sollicitude.

Au cours d'un voyage ultérieur aux Etats-Unis, accompagnant mon mari alors Fellow de la Fondation Rockefeller,

j'ai eu accès à des bibliothèques spécialisées (entre autres celle du Jardin botanique de Saint-Louis du Missouri et celle du Laboratoire marin de Woods Hole) qui m'ont permis de recueillir des renseignements bibliographiques particuliers se rapportant à mon étude. En outre, j'ai eu l'occasion de discuter ces questions avec des savants compétents parmi lesquels je veux particulièrement remercier le Docteur J. Lawrence dont les travaux faits en collaboration avec Gortner et Harris sur la pression osmotique des plantes sont d'un intérêt capital. Pour ces raisons la Fondation Rockefeller a droit indirectement à ma gratitude.

PREMIÈRE PARTIE

Exposé des méthodes d'extraction
des liquides cellulaires végétaux
et de mesure de leur pression osmotique

L'étude de la concentration des liquides cellulaires végétaux présente de nombreuses difficultés. La plus importante est l'impossibilité d'obtenir ce que *Nicolosi Roncati* (130) appelait, en 1907, les liquides purs. Cet auteur fait remarquer que pour les animaux il nous est facile d'étudier les liquides circulant, lymphe ou sang, les liquides sécrétés, comme le lait, etc. Mais dans un organe végétal, racine, tige, feuille, fleur ou fruit, nous ne pouvons recueillir séparément les liquides intracellulaires, les liquides intercellulaires, les liquides circulant et les liquides de sécrétion ou d'excrétion. On peut obvier en partie à cette difficulté en étudiant séparément les tissus végétaux nettement différenciés et contenant presque exclusivement l'un de ces liquides. Aussi les feuilles aériennes qui ont constitué l'objet principal de nos recherches contiennent avant tout des liquides intracellulaires.

La quantité de liquide circulant dans les nervures est relativement faible par rapport aux quantités de liquides intracellulaires que nous appellerons simplement liquides cellulaires. Dans les cas particuliers que nous avons étudiés, les liquides intercellulaires et les liquides de sécrétion et d'excrétion étaient en quantité également négligeable.

Même en considérant seulement les liquides cellulaires appelés « sucs cellulaires » par de nombreux auteurs, le problème n'est pas résolu, nous n'avons pas un liquide pur, mais plusieurs liquides : le liquide vacuolaire et le protoplasma, qui n'est pas un liquide à proprement parler, mais qui possède cependant la propriété caractéristique des liquides, puisqu'il coule (Gliode de *Botazzi*).

La mesure de la concentration cellulaire et des procédés d'extraction des liquides cellulaires végétaux a fait l'objet d'un grand nombre de recherches. L'état de la question, en 1911, a été exposé par *Botazzi* (14) dans son étude du cytoplasma et des liquides des tissus. Et plus particulièrement dans son chapitre sur les liquides des plantes, leur pression osmotique et leur conductivité électrique.

Historique des procédés d'obtention des liquides cellulaires

Dans le compte rendu détaillé que *Botazzi* nous donne des résultats des différents physiologistes, une partie a souvent été omise ou expliquée d'une façon très insuffisante, c'est celle qui se rapporte aux techniques employées pour extraire les liquides cellulaires. D'ailleurs, lorsque nous avons pu nous procurer les textes originaux, nous avons constaté que très souvent les auteurs eux-mêmes ne donnaient aucun détail sur leur façon d'opérer.

Parmi les recherches citées par *Botazzi*, il faut retenir celles de *de Vries*, 1884 (159-160), qui mesure directement la concentration des liquides cellulaires par la recherche du début de la plasmolyse. Cette méthode a été employée dans un grand nombre de recherches. C'est encore à elle que *Fitting* (63) a eu recours en 1911 pour étudier la pression osmotique des plantes du désert. Mais *Fitting* reconnaît que cette méthode est d'usage restreint. Dans tous les cas, elle ne permet aucune analyse des éléments constitutifs de la pression osmotique totale.

Maquenne (107), en 1895, mesurait le Δ des jus extraits des feuilles et des racines de betteraves ; il trouve les résultats suivants :

<i>Feuilles</i> Δ	=	1°10	à	1°17
<i>Racines</i> Δ	=	1°20	à	1°32

Dans cette première note, *Maquenne* ne donne aucune indication sur le procédé d'extraction ; mais la similitude de ses résultats avec ceux de *Lapicque* et *Chaussin* (98) nous laisse croire que pour ces expériences il employait la même méthode qu'en 1897 sur les graines en germination (108-109). Les graines qui avaient été mises à germer

sur l'eau distillée étaient broyées puis pressées ; le jus obtenu était cryoscopé.

Sutherst (155), en 1901, essayant d'étudier les variations de pression osmotique des cellules de plantes potagères avec la gelée, pressait les légumes après un fin broyage pour en extraire le jus.

De Forest Heald (57), en 1902, pour mesurer la conductivité électrique des liquides contenus dans les plantes, lavait à l'eau distillée les cendres de ces plantes et mesurait la conductivité électrique de ce liquide. Or, la calcination portant sur la partie insoluble des plantes aussi bien que sur la partie soluble, les résultats de *de Forest Heald* ne représentent pas la conductivité électrique des liquides cellulaires, mais celle des électrolytes contenus dans les cendres de ces végétaux.

Cavara (18), en 1905, a fait de très nombreuses recherches sur la concentration moléculaire des liquides des plantes ; il opérait de la façon suivante : les organes à étudier étaient placés dans une petite cuve en porcelaine et comprimés dans une presse également en porcelaine. Le jus ainsi obtenu était filtré sur un linge fin et cryoscopé. Il trouvait ainsi des variations considérables pour les divers organes de différentes espèces végétales. Passant en revue un grand nombre de facteurs susceptibles de causer ces variations, il ne cite pas le procédé d'extraction des liquides.

Mameli (106), en 1908, critique les méthodes employées par *de Forest Heald* (57) et *Nicolosi Roncati* (130) pour la mesure de la conductivité électrique par le lavage des cendres. Mais ce qui nous intéresse davantage, c'est qu'il critique également les résultats obtenus par la mesure de la conductivité électrique du jus d'un organe végétal extrait par pression.

Mameli, dans ses expériences, trouvait que les jus extraits successivement d'un même organe à des pressions croissantes ou encore extraits par des broyages successifs dans des mortiers de porcelaine ou d'agate, ont des conductivités électriques croissantes. Pour des feuilles d'Agave Americana soumises à des pressions croissantes, il obtenait les résultats suivants :

Conductivité électrique

1 ^{er} jus	261,8 × 10 ⁻⁵
2 ^e jus	269,2 × 10 ⁻⁵
3 ^e jus	298,2 × 10 ⁻⁵
4 ^e jus	309,5 × 10 ⁻⁵

Dans des expériences d'ordre pratique, *Ladureau* (94), en 1885, avait été amené à supposer que les erreurs pouvaient provenir des procédés d'extraction employés.

Recherchant les causes d'écart entre la prise en charge à l'entrée des betteraves et la décharge du sucre produit à la sortie de l'usine, il était amené à étudier le procédé d'extraction du jus sur lequel portaient les analyses. Les betteraves étaient lavées, décolletées, râpées et pressées (mais la pression n'atteignait jamais 50 atmosphères), le jus ainsi obtenu était analysé. Or, les résultats de ces analyses donnaient pour la richesse en sucre des betteraves des valeurs trop élevées. Il trouve que le jus qui s'écoule en premier lieu aux plus faibles pressions est beaucoup plus riche en sucre, en sels minéraux et en matière organique dissoute que le jus qui s'écoule par la suite, et l'écart est d'autant plus grand que la betterave est plus riche. Voici un exemple de ces nombreuses déterminations faites sur les jus extraits de mêmes betteraves à des pressions croissantes :

Pressions en atmosphères ...	5	50	100	200
Densités du jus	6°5	6°1	5°5	4°1
Poids des matières dissoutes				
en gr.	15,8	15,06	13,5	10,2
Pour 100 du sucre en poids..	13,05	12,6	11,7	9,23
Pour 100 cendres en poids ..	0,62	0,53	0,50	0,42

Ladureau explique ces résultats de la façon suivante :
 « Les différences très marquées dans la composition de ces divers jus permettent d'admettre que les cellules qui se rompent les premières sont gorgées d'un liquide plus riche en sucre et en matières solubles organiques et minérales que celles qui résistent davantage et ne cèdent leur jus qu'à une pression considérable. »

Comme nous l'exposerons plus loin, cette hypothèse a été

vérifiée en partie par *Colin* (21-22), qui a trouvé que, dans les betteraves, les différents constituants étaient localisés dans des tissus de résistance mécanique différente.

Les expériences d'*André*, de *Dixon* et *Atkins* et les nôtres nous permettent de croire que cet écart n'est pas dû seulement à la localisation des constituants, mais aussi à ce fait que les premières pressions font sortir le suc uniquement des cellules lésées par le râpage, tandis que les pressions supérieures font également sortir le jus des cellules non lésées. Or, nous verrons plus loin que le jus obtenu par simple pression de ces cellules a toujours une concentration inférieure à la concentration de leur suc cellulaire. Ces expériences de *Ladureau*, dont le but était plus pratique que scientifique, montrent que la question d'extraction des liquides cellulaires présente de multiples intérêts. *Saillard* (146), spécialiste de l'industrie sucrière, dans son livre *Betteraves et sucrerie de betteraves*, paru en 1913, n'indique pas d'autres méthodes pour évaluer la prise en charge des betteraves que celle de *Ladureau*, que nous venons de décrire. Le problème n'était donc pas résolu.

André (1-2-3), en 1906 et en 1907, a refait systématiquement de nombreuses séries d'expériences pour étudier la concentration et la composition des sucres cellulaires végétaux en se servant de procédés d'extraction très voisins de celui que nous venons de décrire. Les publications d'*André* ne comportant pas de détails sur la façon d'opérer, il nous a semblé important, vu la contradiction entre ces résultats et ceux de *Dixon* et *Atkins*, de les connaître. Nous tenons tous les renseignements de ses techniques d'*André* lui-même, qui nous a montré ses différents appareils et expliqué leur fonctionnement. Nous sommes heureux de le remercier pour ces documents très précieux. Il réduisait en pulpe l'organe végétal considéré au moyen d'un hacheviande ou d'une râpe fine ; pour rendre la contusion plus complète, il repassait plusieurs fois le résidu dans l'appareil. Il introduisait cette pulpe dans un sac de toile très résistante qu'il plaçait dans un cylindre de fonte percé de trous. Il extrayait le suc à l'aide de la presse Samain ou de la presse hydraulique. Dans une première approximation, il admettait que les compositions et concentrations du suc

qui demeure dans la pulpe et du suc extrait étaient identiques.

L'année suivante, *André* (4) montre que cette supposition n'est pas toujours exacte. Il opère comme précédemment ; mais, au lieu d'employer une seule pression, il se sert de pressions successives de 3 kilos, 12 k. 5, 25 kilos par centimètre carré de surface. Les organes qu'il emploie sont les racines et tubercules de topinambours, les racines de *Phytolacca decandra* et de carottes. Plus tard, *André* (5) opère également sur les tiges et les feuilles de ces mêmes plantes. Il évaluait la concentration par le poids à 15° de 10 centimètres cubes de ces suc, c'est-à-dire par leur densité. Pour les racines et les tubercules ces poids décroissent lorsque la pression croît. Il en est de même de l'extrait obtenu à 110° de ces suc et des cendres de cet extrait. Pour donner une idée des différences obtenues, je citerai l'écart maximum et l'écart minimum :

Ecart maximum obtenu sur racines de carottes
le 6 juillet 1906

Pressions en kilos	3	12,5	25
Poids de 10 cc. de suc . .	10,2684	10,2062	10,1658

Ecart minimum obtenu sur racines de Phytolacca decandra
le 10 septembre 1906

Pressions en kilos	3	12,5	25
Poids de 10 cc. de suc . .	10,2835	10,2775	10,2480

Les différences sont beaucoup moins sensibles pour les tiges et les feuilles de ces mêmes plantes, et la concentration des suc extraits est souvent constante, quelle que soit la pression ; cependant, lorsqu'elle varie, c'est dans le même sens que précédemment, c'est-à-dire qu'elle diminue lorsque la pression augmente.

Quant aux variations de composition aux pressions successives, *André* (6) les évaluait en comparant les rapports $\frac{\text{cendres}}{\text{extrait}}$ et $\frac{\text{azote}}{\text{extrait}}$. Ces rapports ayant des valeurs sensible-

ment constantes, il en déduit que la composition du suc est indépendante de la pression.

Il obtient des résultats analogues sur des feuilles de mâche et des racines de carottes, lorsque, après avoir enlevé dans une première opération tous les sucs qui peuvent exsuder sous une pression de 25 kilos par centimètre carré de surface, il mélange la pulpe restante à son poids d'eau et qu'il soumet le tout à l'action de la pression ; il a renouvelé jusqu'à quatre fois ce mélange de pulpe et d'eau, quelle que soit la pression, quel que soit le résidu considéré, les rapports $\frac{\text{extrait}}{\text{azote}}$, $\frac{\text{extrait}}{\text{PO}^4\text{H}^3}$, $\frac{\text{extrait}}{\text{K}^2\text{O}}$ sont sensiblement constants.

Les résultats d'*André* concordent avec ceux de *Ladureau*, mais il ajoute le fait très important de composition constante avec la pression qui nous aidera à expliquer le mécanisme de sortie du suc cellulaire.

En 1922, *André* (7) a essayé de séparer les éléments solubles des éléments colloïdaux qui entrent dans la composition des sucs végétaux. Il broyait, puis pressait des tubercules de pommes de terre dont le suc était centrifugé. Ce liquide était divisé en quatre parties : la première analysée directement, la deuxième analysée après filtration sur bougie, la troisième après filtration sur collodion, la quatrième après coagulation par la chaleur.

Le filtrage sur bougie ne change pas la composition ; au contraire, le collodion arrête la plus grande partie du phosphore organique et de l'azote. La coagulation par la chaleur retient sensiblement la même quantité d'azote que le collodion ; quant au phosphore, les quantités trouvées dans le coagulum sont très variables.

D'après les expériences de Walden et de Biltz nous pouvions prévoir que la membrane de collodion appauvrit le liquide en phosphore et en azote en arrêtant les plus grosses molécules et que l'épaisseur de la membrane influe sur la concentration du liquide filtré. Ces faits sont d'ailleurs d'un intérêt relatif pour notre sujet, car dans la cellule végétale nous n'avons pas seulement à considérer la membrane cellulosique inerte qui agit tout au plus comme un

ultrafiltre, mais encore la couche protoplasmique vivante qui joue le rôle prépondérant dans le problème de la perméabilité cellulaire.

En 1911, *Marie* et *Gatin* (110), comparant les concentrations moléculaires des sucres végétaux des espèces de montagne et des espèces de plaine, opéraient de la façon suivante : « Les plantes, préalablement hachées, étaient pressées dans une forte presse. La pulpe, sortie de la presse, était hachée à nouveau puis repressée et ainsi de suite jusqu'à ce qu'ils n'obtiennent plus qu'une quantité de jus inférieure à 10 centimètres cubes. Le point de congélation était mesuré pour le liquide provenant de chaque expression et le point de congélation moyen calculé d'après la règle des mélanges. » Ils calculaient, d'autre part, le point de congélation du mélange de tous les liquides.

Voici les résultats qu'ils obtenaient sur l'*Euphorbia sylvestica* cueillie à Saint-Cyr le 29 avril 1911 :

Expression :

1^{re} $\Delta = 0,495$ Moyenne calculée $\Delta = 0,750$.

2^e $\Delta = 0,820$ Point de congélation du mélange $\Delta = 0,760$.

3^e $\Delta = 0,945$

Ces chiffres sont, avec ceux de *Dixon* et *Atkins* et les nôtres, une preuve frappante de l'incertitude de ce procédé d'extraction. Nous ne pouvons, par ce fait, attacher qu'une importance très relative aux deux conclusions des travaux de *Marie* et *Gatin*, à savoir : 1° que le point de congélation est plus bas pour le suc des échantillons de montagne que pour ceux de plaine, et 2° que le point de congélation est d'autant plus bas que la plante est moins développée.

En effet, la plus forte concentration moléculaire des jus des espèces de montagne peut être due en partie, comme nous l'avons observé dans nos propres expériences, à une augmentation de la perméabilité sous l'action du froid.

Quant aux plantes moins développées, leurs tissus sont plus fragiles. Or, nos expériences nous prouvent que la facilité de sortie des corps dissous dans le suc cellulaire est inversement proportionnelle à la résistance mécanique des tissus.

Dixon et *Atkins* (37), dans leur étude de la pression

osmotique cellulaire, ont été amenés à rechercher une méthode correcte d'extraction des suc. En 1909, ils employèrent un procédé analogue à celui d'*André*. Ils découpaient les feuilles, les réduisaient en pulpe, ajoutaient un volume connu d'eau et pressaient le mélange. Ils mesuraient l'abaissement du point de congélation du liquide ainsi obtenu par la méthode thermo-électrique qui leur permettait d'opérer sur une très petite quantité de liquide. Après quelques expériences, ils s'aperçurent qu'ils pouvaient obtenir directement du suc des feuilles. Ils enlevaient alors la nervure médiane des feuilles, les pliaient en une boulette très serrée qu'ils mettaient dans deux épaisseurs de toile fine, introduisaient le tout entre les deux disques d'argent d'une presse puissante. Ils pressaient une première fois, desserraient les feuilles, repressaient, et ainsi trois fois de suite. Ils mesuraient le Δ par la même méthode que précédemment.

Dixon et *Atkins* (37-38-39-40) firent, de 1909 à 1913, de très nombreuses déterminations avec cette méthode. Ils considéraient alors que le jus qu'ils obtenaient était représentatif de l'organe considéré. « Les cellules, disent-ils, sont si complètement écrasées que les jus contiennent de grandes quantités de fragments protoplasmiques visibles par la chlorophylle qu'ils renferment. » Mais, en 1913, ils commencent à douter de l'exactitude de leurs résultats, ils essaient alors d'autres méthodes (41). Ils traitèrent les feuilles par les anesthésiques ou par la chaleur avant de les presser. Pour étudier l'effet de ces facteurs, ils séparaient les feuilles en deux parties. Les unes étaient pressées sans traitement, les autres après traitement. Les parties de feuilles exposées aux vapeurs de chloroforme non seulement fournissaient un jus très abondant à de faibles pressions, mais encore le Δ de ce jus est bien supérieur au Δ du jus des feuilles pressées directement.

Exemple :

Feuilles de lierre non traitées $\Delta = 0,774$

Feuilles de lierre soumises à l'action de

CHCl_3 pendant vingt-quatre heures.. $\Delta = 1,280$

Ils calculèrent l'abaissement du point de congélation dû

au CHCl_3 dissous dans le suc cellulaire et trouvèrent que la saturation par le CHCl_3 n'est pas suffisante pour expliquer la différence obtenue. Ils essaient également l'action du toluène qui, étant très peu soluble dans l'eau, leur semble préférable au chloroforme. D'autre part, les moitiés de feuilles exposées à la température de 97° dans une atmosphère saturée d'eau ou bien desséchées, pulvérisées et reprises par leurs poids d'eau, donnent à la presse un jus dont le Δ est également supérieur à celui des feuilles non traitées.

Exemple : *Ilex Aquifolium* :

Moitiés non traitées	Δ : 0,667
Chauffées à 97° pendant une demi-heure	Δ : 1,225

D'autre part, à partir de feuilles non préalablement traitées, ils trouvent que les concentrations des jus obtenus par des pressions successives et croissantes donnent des concentrations croissantes.

Exemple : *Hedera Helix* :

1 ^{er} jus	Δ : 0,998
2 ^e jus	Δ : 1,11
3 ^e jus	Δ : 1,579

Ils expliquent ce phénomène de la façon suivante : sous l'action de la première pression la membrane protoplasmique semi-perméable des cellules intactes ne laisse passer que de l'eau ; à cette eau vient s'ajouter le suc des cellules qui ont été lésées par la pression, le nombre des cellules déchirées augmentant à chaque nouvelle pression, la concentration des jus va en croissant.

Ils considèrent alors que pour avoir des jus représentatifs des suc cellulaires, il suffit de rendre la membrane protoplasmique perméable pour que l'action d'une pression fasse sortir le solvant aussi bien que les corps dissous.

Ils étudient successivement différents facteurs susceptibles de rendre la membrane perméable. Les actions de la chaleur, du chloroforme et du toluène, pour être efficaces, devant être prolongées, ils les abandonnent, pensant qu'elles pourraient amener des modifications dans la composition et la concentration du suc cellulaire.

Ils essaient l'action du froid qui présente l'avantage, tout en rendant la membrane protoplasmique perméable, d'empêcher les changements de composition et de concentration. Ils trouvent qu'après avoir plongé pendant quelques secondes les organes végétaux dans l'air liquide, de faibles pressions suffisent pour obtenir un jus abondant contenant peu de débris protoplasmiques, de concentration supérieure à celle du jus obtenu d'organes non traités et qui ne plasmolyse pas les cellules de ces mêmes organes. D'autre part, les jus obtenus des mêmes organes, par des pressions successives, ont sensiblement la même concentration. Ils en concluent que le suc qu'ils obtiennent par ce procédé est représentatif de l'organe considéré.

De plus, ils font remarquer que si la différence de concentration moléculaire, entre le jus extrait par simple pression et celui obtenu par pression après immersion dans l'air liquide, est souvent très grande, la différence de conductivité électrique entre ces deux liquides est beaucoup moins sensible. Ils attribuent ce fait à la plus grande perméabilité du protoplasma aux électrolytes.

Ces hypothèses de *Dixon* et *Atkins*, basées sur la semi-perméabilité de la membrane cellulaire, se rattachent directement à la question de l'existence de cette membrane et du mécanisme de sa perméabilité.

Lapicque (95), dans un exposé remarquable, a réfuté la conception statique et la semi-perméabilité de la membrane cellulaire. Dès la fin du XIX^e siècle, *Moore* et *Roaf*, puis *Hamburger* concluaient à la perméabilité de la cellule. *Hamburger*, en 1889, disait : « Il est singulier que jusqu'à ce jour on n'ait pas compris que la perméabilité était nécessaire pour la vie des cellules. »

En 1923, *Dixon* et *Ball* (45) essaient d'extraire le suc cellulaire des cellules vivantes. Ils introduisaient de petites branches feuillues dans un cylindre à air comprimé et recueillaient le jus qui s'écoulait à l'endroit où la branche avait été coupée (cette extrémité de la branche se trouvant à l'extérieur du cylindre). Le liquide qui s'écoulait de branches exposées à 20 atmosphères ne contenait aucune trace de sucres réducteurs ou hydrolysables. Or, ce liquide ne provenait pas seulement des canaux conducteurs des tiges,

mais aussi des feuilles, car le volume de liquide recueilli était de beaucoup supérieur au volume du liquide pouvant être contenu dans ces canaux. Or, pendant les mois d'été, les feuilles de *Tilia Americana* contiennent de grandes quantités de sucres. Ceux-ci ont donc été retenus. Si l'on introduit dans le cylindre quelques centimètres cubes de toluène et qu'après une heure et demie on envoie dans le cylindre de l'air comprimé à 20 atmosphères, le liquide qui s'écoule alors contient environ 5 p. 100 de sucre. C'est seulement lorsque la perméabilité des cellules des feuilles a été transformée par le toluène que les sucres ont pu sortir.

Dixon et Ball n'ont fait aucune mesure de concentration du jus ainsi obtenu, ils mesureraient seulement sa teneur en sucre.

En 1914, *Gortner et Harris* (65), inspirés sans doute par les travaux de *Dixon et Atkins* (41), commencent une étude très détaillée de la concentration des liquides cellulaires d'un grand nombre de plantes. En 1916, ils la poursuivent avec *Lawrence* (66). Pour mesurer la concentration, ils font geler les organes végétaux considérés en les laissant séjourner pendant plusieurs heures dans un mélange de glace et de sel. Ensuite, ils extraient le liquide par pression et en mesurent le Δ . C'est avec cette méthode que *Harris et Lawrence* ont systématiquement étudié l'influence d'un grand nombre de facteurs sur la concentration, entre autres l'habitat (73-74-75-79-80-81-83-84). En 1926, *Newton Brown et Martin* (129) employant la même méthode constataient que les jus d'un organe végétal préalablement gelé, recueillis successivement à la presse, n'avaient pas la même concentration, le maximum était généralement obtenu pour le 6^e jus. Mais les différences qu'ils notent sont très petites et ne sont pas comparables aux différences de concentration observées entre les jus obtenus par simple pression. Citons une expérience. Au premier jus, le Δ était 1,417, s'élevait jusqu'au 6^e (Δ 1,435), puis décroissait très légèrement jusqu'au 9^e (Δ = 1,396). Par contre la conductivité électrique de ces jus successifs croît légèrement avec la pression. Mais ces auteurs font remarquer que pour étudier les propriétés colloïdales des milieux intérieurs il faut éviter de congeler les organes végétaux afin de ne pas pré-

cipiter les protéines. Ils essaient alors de mesurer directement le Δ de feuilles de blé. Pour cela ils enroulent les feuilles autour du réservoir d'un thermomètre de Beckmann en les y maintenant par un élastique. Ils trouvent que leur Δ est plus élevé que celui des jus de presse de feuilles du même lot qui ont été finement hachées au préalable. Ils mesurent également le Δ de la pulpe qui reste après l'extraction du jus en plaçant celle-ci dans le tube à essai autour du thermomètre. Ils trouvent un chiffre intermédiaire entre celui fourni par les feuilles directement et celui de leur jus.

Voici une de leurs expériences sur le Blé :

Δ des feuilles mesuré	Δ de la pulpe	Δ du jus de presse
directement	1,686	1,424
2,192		

Mais, lorsqu'avant d'enrouler les feuilles autour du thermomètre ils les ont préalablement gelées, le Δ est bien supérieur à celui du jus de presse, mais encore inférieur à celui des feuilles non traitées :

Δ des feuilles non traitées mesuré directement	Δ du jus de presse
2,127	1,286
Δ des feuilles d'un même lot mais gelées avant la mesure	1,294
1,805	

Ces auteurs attribuent ces différences au fait que le broyage et la pression mettent en contact le liquide vacuolaire avec les colloïdes du protoplasma. Il en résulte vraisemblablement des variations d'équilibre et probablement des variations du pH entraînant des modifications dans l'état de combinaison dans lequel se trouve l'eau d'où changement de concentration.

Lorsque les feuilles ont été préalablement gelées, il y a eu également changement d'état colloïdal provenant de la précipitation des protéines auquel ils attribuent le changement de Δ .

Pour eux le véritable Δ est celui des feuilles enroulées

autour du thermomètre. Toutefois on peut se demander si le chiffre obtenu dans ce cas est bien un véritable Δ étant donné l'hétérogénéité des milieux entourant le thermomètre.

Lapicque (96), en 1921, voulant étudier la pression osmotique intracellulaire des algues marines, ne fournissant pas de jus par pression, a traité ces végétaux par l'eau bouillante, mesuré au cryoscope la concentration de ce bouillon, et par le calcul, connaissant la dilution employée, il en a déduit la concentration du suc cellulaire des algues.

Lapicque et *Chaussin* (98) ont généralisé l'emploi de cette méthode aux plantes terrestres et d'eau douce.

En présence des résultats contradictoires que nous venons d'exposer, nous avons repris certaines expériences sur les différents modes d'extraction des sucs végétaux, afin de comparer les résultats fournis par ces différentes méthodes et par celle des bouillons.

Etude des procédés d'extraction des sucs végétaux

I. --. PRESSION SANS TRAITEMENT PRÉALABLE

Nous avons refait d'abord une série d'expériences pour obtenir du jus par pression d'un organe végétal non préalablement traité.

Les feuilles étaient mises à plat dans un cylindre d'acier à fond mobile et dans lequel on introduisait ensuite un piston d'acier plein. Cet appareil était placé entre les deux plateaux d'une presse hydraulique.

Nous avons recueilli séparément les jus qui s'écoulaient aux différentes pressions (5, 20 et 60 kilos dans la plupart de nos expériences). Dans toutes nos expériences nous avons trouvé des variations de même sens que celles trouvées par *Dixon* et *Atkins*, mais d'intensité beaucoup plus forte. La concentration des jus mesurée au cryoscope croissait avec la pression ; et la concentration du premier jus était toujours inférieure à celle du suc cellulaire calculée par la méthode du bouillon ou par la méthode d'André, pulpage avant la pression (voir tableau I de nos résultats). Les différences trouvées par *Dixon* et *Atkins* entre le Δ des feuilles pressées sans traitement et le Δ des feuilles plongées dans l'air liquide étaient d'environ 50 p. 100 ou moins du Δ des feuilles traitées. Une seule plante, le *Chamaerops humilis*, leur a donné un écart plus considérable, 75 p. 100 environ. Dans notre étude critique nous avons essayé de systématiser les valeurs de cette différence. Nous avons trouvé ainsi des écarts beaucoup plus considérables, jusqu'à 93 p. 100 du Δ calculé d'après le bouillon. Ainsi, pour des feuilles de ronce, nous avons trouvé :

$$1^{\text{er}} \text{ jus } \Delta = 0,14$$

$$\text{Bouillon } \Delta = 1,96$$

TABLEAU I

N° de l'ex.	Plante I	Organe II	Date de la cueillette III	Δ des Jus IV	Pression par cm² V	Δ calculé d'après le bouillon VI	Δ du jus pressé après broyage VII	POIDS SEC Total VIII	Partie insoluble IX	Jus Cendres Extrait X	Bouillon Cendres Extrait XI	Jus pressé après broyage Cendres Extrait XII
1	Sycomore..	Feuille	14-5-24	1° 0,317 2° 0,402	60 kilos 60 kilos	0,71		21	15,7	1° 0,254 2° 0,35	0,184	
2	Buis.....	Feuille	15-2-24	1° 0,22 2° 1,60 3° 2,65	40 kilos 120 kilos 150 kilos	2,1	2,17	41	29,6	1° 0,106 2° 0,141 3° 0,138	0,153	0,118
3	Buis.....	vieil. feuil.	6-5-24	1° 0,167 2° 0,96		1,7		42	36,5	1° 0,12 2° 0,119	0,149	
4	Ronce.....	Feuille	13-1-24	1° 0,147 2° 0,295 3° 0,418	faibles pressions	1,96 avec pulpe 3,103		44	30			
5	Ronce.....	Feuille	9-2-24	1° 0,71 2° 2,17		1,31		44	31	1° 0,104 2° 0,095	0,07	
6	Ronce.....	Feuille	3-2-24	1° 0,33 2° 0,979		2,29		44,5	32	1° 0,159 2° 0,23	0,05	
7	Ronce.....	Feuille	12-3-24	1° 1,045	150 kilos	2,003		44				
8	Lierre.....	Feuille	20-1-24	1° 0,46 2° 1,996		1,64		36	23,3	1° 0,14 2° 0,18	0,082	
9	Lierre.....	Feuille	3-2-24	1° 0,24 2° 1,78		1,64	1,62	36	27		0,083	
10	Fusain	Feuille	28-1-24	1° 0,23 2° 1,64		1,48		36	27	1° 0,19 2° 0,22	0,31	
11	Fusain	»	12-2-24	1° 0,25 2° 1,09		1,22	1,22	34	22	1° 0,218 2° 0,206	0,22	0,165
12	Même échant. 2 jours plus tard			1° 0,51 2° 1,12 3° 1,6	40 k. 150 k. 150 k.	1,27				1° 0,29 2° 0,168 3° 0,246	0,218	

TABLEAU I

N° de l'ex.	Plante	Organe	Date de la cueillette	Δ des jus	Pression par cm ²	Δ calculé d'après le bouillon	Δ du jus pressé après broyage	POIDS SEC	Jus Cendres	Bouillon Cendres	Jus pressé après broyage Cendres
	I	II	III	IV	V	VI	VII	Total VIII	IX	XI	XII
13	Fusain.....	Feuille	8-3-24	1 ^o 0,19 2 ^o 0,9	30 k. 150 k.	1,28		35	1 ^o 0,08 2 ^o 0,109	0,168	
14	Houx.....	Feuille	3-2-24	1 ^o 0,83 2 ^o 3,8		2,05		55	1 ^o 0,103	0,118	
15	Mahonia...	Feuille	16-2-24	1 ^o 0,64 2 ^o 1,56		2,3		45,5	1 ^o 0,14 2 ^o 0,173	0,107	
16	Chou Parc-St-Maur.	Feuille	10-2-24	1 ^o 0,64 2 ^o 1,16		1,098	1,07	15	1 ^o 0,138 2 ^o 0,166	0,095	
17	Chou acheté.....	Feuille		1 ^o 0,31 2 ^o 0,87 3 ^o 1,25		1,28		22	1 ^o 0,10 2 ^o 0,18 2 ^o 0,18	0,14	
18	Betterave...	Racine	19-2-24	1 ^o 1,74		1,73		15	1 ^o 0,105	0,10	
19	Betterave...	Racine	21-2-24	1 ^o 1,55 2 ^o 1,57	10 k. 40 k.	1,56		15	1 ^o 0,12 2 ^o 0,11	0,109	
20	Carotte.....	Racine	26-2-24	1 ^o 0,94	40 k.	1,18		12,5	1 ^o 0,116	0,10	
21	Pomme de terre....	Tubercule Feuilles	12-6-24 12-6-24	0,36 0,57		0,73 0,65		16 11	0,2 0,22	0,077 0,25	
23	Orange.....	Fruit		1 ^o 1,5	pressé la main	1,52		13			
24	Orange.....	Fruit		1 ^o 1,21	<i>Idem.</i>	1,4		15			
25	Berce spondyle.	Tige	18-6-24	1 ^o 0,60		0,76		8			

Comme le montre ce tableau, la pression des organes végétaux donne pour la concentration des jus des résultats tout à fait variables. Le premier jus a toujours un Δ inférieur à celui du bouillon, les deuxième et troisième jus, au contraire, ont des Δ tantôt inférieurs, tantôt supérieurs. Le grand nombre de nos déterminations nous ont permis d'étudier les variations de la perméabilité cellulaire et nous avons pu relever un certain nombre de facteurs naturels qui influent sur cette perméabilité. (Nous entendons ici par perméabilité la facilité avec laquelle les substances dissoutes sortent de la cellule en même temps que le solvant sous l'action d'une pression).

1° *La résistance mécanique des feuilles :*

Nous avons remarqué, dès le début de nos expériences, que, pour une même pression, les feuilles tendres laissent échapper plus facilement et plus abondamment leur suc, et l'écart entre le Δ de ce jus et le Δ calculé par la méthode du bouillon était relativement peu considérable.

	Premier jus	Bouillon
<i>Chou</i> Δ =	0,64	1,09
<i>Laitue</i> Δ =	0,82	0,90

Pour les feuilles présentant une grande résistance mécanique, les quantités de jus recueilli étaient très petites (malgré les pressions supérieures que nous étions obligés d'employer : 60 kgr.) et l'écart était considérable :

	Premier jus	Bouillon
<i>Fusain</i> Δ =	0,23	1,48
	0,25	1,09
<i>Buis</i> Δ =	0,22	2,1
	0,16	1,7

Le houx, qui a une feuille très coriace, donnait cependant un écart moins considérable :

	Premier jus	Deuxième jus	Bouillon
<i>Houx</i> Δ =	0,83	3,8	2,05

mais la présence des épines qui déchirent les cellules lorsque les feuilles sont pressées, peut expliquer la concentration relativement élevée du premier jus.

Dixon et Atkins (41) (exp. 538) avaient également trouvé pour une plante de désert le *chamaerops humilis*, de résistance mécanique très grande, un jus de presse de très faible concentration.

<i>Chamaerops humilis</i> non traité	Δ	=	0,365
— — après immersion dans l'air liquide	Δ	=	1,529

L'âge des feuilles, en faisant varier leur résistance mécanique, semble également intervenir dans les différences de concentration entre le jus obtenu par pression directe et celui obtenu par la méthode des bouillons.

Les jeunes feuilles, étant plus tendres, donnent des écarts moins considérables que les feuilles âgées :

	Δ Premier jus	Δ Bouillon
<i>Pomme de terre</i> : très jeunes feuilles, 12-6-24	0,57	0,61
<i>Sycomore</i> : très jeunes feuilles, 14-5-24	0,31	0,71
<i>Ronce</i> : feuilles âgées du 13-1-24	0,14	1,96

De même *Dixon* (36), en 1924, trouvait que la résistance électrique des feuilles augmentait avec l'âge, ce résultat lui semblait contradictoire avec l'accroissement de l'épaisseur des feuilles avec l'âge. Il l'expliquait par le fait que cet accroissement est dû surtout au développement du système intercellulaire qui n'implique pas d'augmentation pour les sections des cellules conductrices et pour leurs surfaces de contact. Or, *Osterhout* (133) a supposé que la perméabilité variait en sens inverse de la résistance électrique. La perméabilité des feuilles diminuerait donc avec l'âge, ce qui concorderait avec nos résultats.

Pour d'autres organes végétaux, comme les racines, les tubercules, les fruits charnus dont la résistance mécanique est faible, le jus s'écoule facilement et abondamment. Dans certains cas, une simple pression à la main suffit pour obte-

nir du jus. Ces jus sont à peu près représentatifs des suc
cellulaires :

	Δ Premier jus	Δ Deuxième jus	Δ Bouillon
<i>Betterave</i> , pression 5 et 10 kilos	1,55	1,57	1,56
Autre échantillon	1,74		1,73
<i>Carotte</i>	0,94		1,18
<i>Pomme de terre</i>	0,36		0,73
<i>Orange</i> , jus pressé à la main ..	1,5		1,52
	1,21		1,4

La différence est également très faible pour des tiges
aqueuses comme celles de la

<i>Berce spondyle</i>	0,60	0,76
-----------------------------	------	------

De même *Atkins* (9), en 1910, en pressant directement
certains organes végétaux, avait obtenu des suc dont la
concentration était très voisine de celle qu'il a obtenue plus
tard en plongeant ces mêmes organes, avant de les presser,
dans l'air liquide. Pour les fruits suivants : prune, orange,
citron, raisin, pour les tiges de rhubarbe, et pour les tuber-
cules d'hélianthème et de pomme de terre, la similitude est
frappante.

Or, en mesurant le poids sec des organes pressés, nous
avons remarqué que la pression osmotique des jus variait
sensiblement dans le même sens que la proportion d'eau
contenue dans les organes. Les feuilles, contenant généra-
lement 60 à 70 p. 100 d'eau, ont une faible perméabilité,
c'est-à-dire que leurs jus obtenus par simple pression, ont
un Δ nettement inférieur au Δ du suc cellulaire, tandis que
les racines, tubercules et fruits contenant 80 à 90 p. 100
d'eau, étaient plus perméables.

Cependant certains organes comme les tubercules de
pommes de terre contenant 84 p. 100 d'eau (exp. 21), soit
à peu près autant que les betteraves, 85 p. 100 (exp. 18 et
19), les carottes, 87 p. 100 (exp. 20), les oranges, 85 p. 100
(exp. 23 et 24), sont beaucoup moins perméables que ces
derniers à pression égale. La teneur en eau n'était donc
pas le seul facteur à intervenir, c'est alors que nous avons
calculé les poids secs insolubles des organes pressés (voir

colonne IX du tableau I). La différence entre le poids sec total provenant des organes desséchés à l'étuve et de l'extrait sec du bouillon p. 100 de poids frais nous donne le poids sec des parties insolubles de l'organe. Comme le montre l'examen des chiffres de la colonne IX du tableau I, *la perméabilité est inversement proportionnelle au poids sec de la partie insoluble de l'organe pressé*. Lorsque ce poids sec est très faible, ce qui est le cas de la plupart des fruits charnus, raisin, orange, prune, etc..., des racines de betterave, de carotte, des tiges aqueuses de rhubarbe et de berce spondyle, les concentrations calculées par pression directe ou par la méthode du bouillon sont sensiblement égales.

Nous avons constaté expérimentalement que l'âge des feuilles influait sur leur perméabilité. Or, un grand nombre de nos déterminations montrent que la partie insoluble du poids sec augmente avec l'âge ; cette observation confirmerait donc notre hypothèse que la perméabilité cellulaire d'un organe soumis à une pression dépend entre autres du poids sec de la partie insoluble de cet organe.

2° La température :

La température au moment de la cueillette semble également jouer un rôle dans l'écart entre le Δ des jus et le Δ du bouillon. Les basses températures sembleraient favoriser la perméabilité. En effet, de vieilles feuilles de ronce (qui donnaient des jus de très faibles concentrations), cueillies un jour de forte gelée, donnaient les résultats suivants :

	Premier jus	Deuxième jus	Bouillon
<i>Ronce</i> , 9-2-24 Δ	0,71	2,17	1,31

L'échantillon de houx, dont nous avons déjà parlé, avait également été cueilli par forte gelée.

	Premier jus	Deuxième jus	Bouillon
<i>Houx</i> , 3-2-24 Δ	0,83	3,8	2,05

Dixon (36), en 1924, trouvait que l'élévation de température de 10 à 30° augmentait considérablement la perméabilité des cellules des feuilles vivantes. Il mesurait cette

perméabilité par la résistance électrique d'une surface connue d'une feuille (*Osterhout* (133) ayant supposé, en 1918, que la résistance électrique variait en sens inverse de la perméabilité). Sur une même feuille, il peut y avoir entre plusieurs points des différences de température considérables, jusqu'à 16° : les parties ensoleillées ayant une résistance électrique plus faible, il concluait que leurs cellules devaient être plus perméables que les cellules des parties à l'ombre, et que ces différences de perméabilité devaient être un des mécanismes de transport des substances dissoutes dans les différentes parties de la plante.

L. et M. *Lapicque* (97), en 1921, avaient remarqué que la concentration cellulaire des algues de haute mer, après avoir été exposées au soleil, pendant les grandes marées, était très voisine de celle de l'eau de mer. Tandis que normalement leur concentration était nettement supérieure.

Δ eau de mer	Δ algues émergées	Δ algues submergées
2,05	2°10	2°59

Ce changement de concentration chez l'algue vivante nous fait supposer que la perméabilité est un phénomène vital qui a pour siège la matière vivante.

La température, en influant sur la vitalité du protoplasma, fait également varier sa perméabilité.

3° La pression :

Pour un même organe d'une même plante cueilli dans les mêmes conditions, la concentration du jus est d'autant plus forte que la pression est plus élevée.

Les plus faibles concentrations de jus ont été obtenues lorsque nous opérions avec des vases de cuivre (au lieu de cylindres en acier) et que nous étions limités pour la pression par la résistance mécanique du cuivre.

	Δ Premier jus	Δ Deuxième jus	Δ Troisième jus	Δ Bouillon des feuilles	Δ Bouillon de la pulpe
Ronce . . .	0,147	0,295	0,418	1,96	3,103

Au contraire, en opérant avec un cylindre d'acier à la

pression maxima de notre presse hydraulique, 150 kilos, nous trouvons pour des feuilles de ronce :

Premier jus	Bouillon
1,045	2,0

Critique de la méthode d'extraction du suc cellulaire par simple pression :

Dès 1885, *Ladureau* trouvait des inconvénients pratiques à cette méthode.

Mameli (106), en 1908, avait signalé des erreurs dans les résultats.

En 1913, *Dixon* et *Atkins* (41) ont fait la critique détaillée de ce procédé d'extraction en montrant que, dans la plupart des cas, les concentrations trouvées étaient inférieures aux concentrations réelles. Mais il restait à expliquer la contradiction qu'il semblait y avoir, à première vue, entre les résultats de *Ladureau* et *André* d'une part, et les résultats de *Marie* et *Gatin* et de *Dixon* et *Atkins* d'autre part. Les premiers trouvant pour les jus successifs une composition constante et une concentration variant en sens inverse de la pression. Les derniers trouvant, au contraire, des concentrations variant dans le même sens que la pression.

Cette contradiction provient de différences de techniques. *Ladureau* et *André* réduisaient en pulpe l'organe avant de le presser ; cette opération détruit un très grand nombre de cellules qui laissent échapper leur suc à la première pression. Aux pressions suivantes, au suc cellulaire pur provenant des cellules lésées, s'ajoutent les liquides de très faible concentration provenant des cellules intactes de la pulpe. Ce sont ces mêmes liquides de faible concentration que l'on obtient en pressant sans traitement préalable un organe végétal. La concentration de ces liquides croît alors avec la pression, car celle-ci a pour effet de léser les cellules, celles entre autres qui se trouvent aux endroits où les feuilles ont été pliées. Ces cellules lésées, plus nombreuses lorsque la pression croît, laissent échapper leur suc cellulaire, ce qui augmente la concentration du jus obtenu.

Marie et *Gatin* obtenaient pour les jus successifs des

résultats analogues à ceux de *Dixon* et *Atkins*, bien qu'ils hachaient leurs feuilles avant de les presser, tandis que *Dixon* et *Atkins* les pressaient intactes. Ceci nous fait supposer que leur hachage était très grossier et déchirait un très petit nombre de cellules et ne peut être comparé aux broyages d'*André* ou au pulpage que nous obtenions dans une râpe circulaire.

Dans nos expériences, lorsque nous avons laissé s'écouler quelques heures entre les pressions successives, il nous est arrivé souvent de trouver pour la concentration des deuxième et troisième jus des valeurs supérieures à la concentration réelle ; ceci nous amène à croire que la deuxième, la troisième pression font surtout sortir le suc cellulaire des cellules qui se sont déjà vidées en partie à la première pression. Cette perte de liquide a dû, au bout d'un certain temps, amener dans la cellule des changements qui ont augmenté sa perméabilité. De même dans les tissus animaux, la perméabilité dépend de l'état physiologique. *Vogel* a montré, en 1902, que « tant qu'un muscle est contractile, les pressions les plus élevées n'en font pas sortir une goutte de liquide ».

En dehors des facteurs étudiés par *Dixon* et *Atkins* et par nous, qui rendent les cellules perméables en transformant leur état physiologique, comment expliquer qu'une pression donne un liquide plus dilué que le suc cellulaire ?

L'adsorption ne semble pas être le facteur qui retient les constituants dans la cellule. *André* imbibait de solutions salines du papier filtre et il trouvait que la concentration du liquide obtenu par une pression quelle qu'elle soit était la même que celle de la solution employée pour l'imbibition. Nous avons refait cette même expérience en imbibant le papier filtre de suc cellulaire végétal et nous avons trouvé le même résultat.

Les conclusions que nous pouvons tirer de ces expériences ne peuvent être que très relatives, car le papier filtre, substance essentiellement inerte, ne peut être comparé au protoplasma.

Cependant, *P. Girard* (61-62), en 1919, a montré que des septums inertes de baudruche, par exemple, peuvent présenter des inégalités de perméabilité vis-à-vis de deux

ions d'un même sel, et que ces différences de perméabilité dépendent de l'état électrique de la membrane. D'ailleurs *André* a refait son expérience en remplaçant le papier filtre par de la pulpe fine de champignons, et il a trouvé les mêmes résultats.

Les phénomènes d'adsorption et l'état électrique de la membrane ne semblent pas être cause des faibles concentrations des jus de presse, du moins pour la concentration minérale, car *Dixon* et *Atkins* (41) ont trouvé que la différence de conductivité électrique entre le jus obtenu par simple pression et le jus obtenu par pression après immersion dans l'air liquide était peu sensible. Les ions sont donc peu ou ne sont pas arrêtés. Or, les ions sont des éléments de petites dimensions et le phénomène qui retient certains éléments dans les cellules végétales semblerait être dû surtout à l'état de perméabilité de la couche protoplasmique.

André, déduisant de ces expériences que la composition des jus est constante, même lorsque la concentration est différente, nous ferait supposer une semi-perméabilité de cette couche qui, lorsqu'elle est rompue, laisse passer les liquides cellulaires, mais ne laisse passer que de l'eau lorsqu'elle est intacte. D'autres, comme *Dixon* et *Atkins*, trouvant des conductivités électriques très voisines pour des jus de concentrations différentes, nous feraient conclure à une fine ultra-filtration de la couche protoplasmique, puisque les électrolytes, constitués par de petites molécules dissociées, passent dans presque tous les cas.

En réalité, nous ne pouvons comparer exactement ces deux séries d'expériences, car *André* mesurait la concentration par la densité, et *Dixon* et *Atkins* mesuraient la concentration moléculaire.

Dans nos recherches, nous n'avons pas fait de mesure de conductivité électrique, mais nous avons comparé les rapports $\frac{\text{cendres}}{\text{extrait}}$ des jus obtenus par simple pression (colonne X de notre tableau I) avec ce même rapport calculé d'après le bouillon (colonne XI) et d'après le jus obtenu par pression après broyage (colonne XII). Ces résultats nous permettent d'apprécier les variations de la matière minérale par rapport à l'extrait total.

Pour les jus successifs (colonne X), ce rapport va généralement en croissant du premier jus au dernier, mais ces variations sont faibles. D'autre part, pour les feuilles de sycomore, de ronce, de lierre, de mahonia et de chou, de même que pour les racines de carotte, de betterave et les tubercules de pommes de terre, le rapport $\frac{\text{cendres}}{\text{extrait}}$ du bouillon est inférieur au rapport $\frac{\text{cendres}}{\text{extrait}}$ des jus de ces mêmes organes. Ce qui veut dire que la quantité relative de cendres du bouillon est inférieure à celle des jus sous l'action de la pression ; les électrolytes passent plus facilement.

Résultat qui confirme notre hypothèse d'ultra-filtration.

Pour les vieilles feuilles de buis, de fusain et de houx et les jeunes feuilles de pommes de terre, les rapports des jus sont inférieurs ou égaux aux rapports du bouillon. Et pour les jus successifs d'un même organe, les variations du rapport $\frac{\text{cendres}}{\text{extrait}}$ sont incohérentes.

Il nous est difficile d'expliquer ce résultat : il peut provenir de différences de composition dues à l'échantillonnage pour les jus et pour le bouillon ou à une plus forte coagulation par la chaleur de matières albuminoïdes, dans le cas des vieilles feuilles, qui diminuerait le poids d'extrait du bouillon et augmenterait par conséquent le rapport.

II. -- MÉTHODE DES ANESTHÉSQUES

Nous avons essayé sur les plantes le dispositif que *Dastre* avait employé pour recueillir le suc cellulaire du foie. Nous avons suspendu sous une cloche renfermant une soucoupe pleine de CHCl_3 des branches feuillues. Le foie, sous l'action des vapeurs du chloroforme, suintait, et en plaçant un verre en dessous, *Dastre* recueillait un liquide assez abondant. Pour les feuilles, qu'elles soient tendres et aqueuses

comme les feuilles de laitues, qu'elles soient coriaces comme les feuilles d'aucuba, de laurier-cerise ou de fusain, nous n'avons jamais observé de suintement.

Pour le laurier-cerise et l'aucuba, nous avons pu voir, au bout de quelques heures, de petites taches brunâtres apparaître sur les feuilles. Ces taches s'épandaient jusqu'à couvrir entièrement les feuilles à la fin de la journée. Ces changements de couleur proviennent de décomposition chimique due à l'action d'un ferment sur les glucosides que contiennent ces feuilles.

Guignard (62), en 1906 et 1909, Mirande (120), en 1909, avaient observé ce phénomène. Guignard a montré que les feuilles de laurier-cerise contiennent un glucoside, l'amygdaline, réparti en faibles proportions dans les cellules du parenchyme des feuilles, et un ferment végétal, la synaptase ou émulsine, localisé dans les cellules de la gaine endodermique qui entoure le système libero-ligneux, ainsi que dans les larges cellules qui séparent les îlots du péricycle. On sait que la synaptase, en présence d'eau, décompose l'amygdaline de la façon suivante :



Or, il avait observé que les plantes contenant des composés cyaniques, soumises aux vapeurs de CHCl_3 ou au froid, brunissaient et dégageaient de l'acide cyanhydrique reconnaissable à son odeur d'amandes amères et rougissant le papier picrosodé. Il en conclut que le CHCl_3 ou le froid devaient produire de tels changements dans les feuilles, à savoir que le glucoside et le ferment étaient mis en présence l'un de l'autre. En observant au microscope les organes anesthésiés, il vit que les cellules étaient plasmolysées. Edouard Heckel (90), également en 1909, a vérifié dans de nombreuses expériences l'influence plasmolysante des anesthésiques et du gel sur les plantes à coumarine. Sous l'influence des anesthésiques ou du gel, les glucosides sont entraînés par l'eau qui les tient en solution, ils arrivent en contact avec les ferments localisés dans des cellules spéciales, et la décomposition chimique se produit.

Dans nos expériences, ces dédoublements chimiques sont mis en évidence par l'accroissement considérable de l'abaissement du point de congélation du suc cellulaire de ces feuilles noircies. Le jus extrait par une faible pression (5 kg.) de feuilles d'aucuba, ayant été soumises pendant une journée aux vapeurs de CHCl_3 avait un Δ de $1^{\circ}68$, tandis que le Δ calculé par la méthode du bouillon de feuilles cueillies dans des conditions analogues, était seulement de $1^{\circ}06$. Le chloroforme est un corps non dissociable et de poids moléculaire très élevé (il faudrait 120 gr. de CHCl_3 dans un litre d'eau pour abaisser le point de congélation de $1^{\circ}8$), le suc cellulaire n'a pu dissoudre qu'une petite quantité de chloroforme et le Δ n'a pu être augmenté que de quelques centièmes de degré. La différence de $6/10^{\circ}$ de degrés provient essentiellement de décompositions chimiques dont, entre autres, celle de l'aucubine, glucoside contenu dans la feuille d'aucuba.

Pour les feuilles en général, qu'elles contiennent des composés cyaniques ou non, nous avons observé qu'après avoir été soumises aux vapeurs de CHCl_3 pendant quelques heures, de faibles pressions (5 kg. environ) suffisent pour extraire un suc abondant dont la concentration varie suivant les feuilles et pour les mêmes feuilles avec la durée d'exposition aux vapeurs de CHCl_3 . Cette concentration est souvent voisine de la concentration réelle. Nous avons vu qu'elle pouvait être supérieure à cette concentration pour les feuilles à glucosides.

Contrairement à nos expériences, *Guignard*, en 1909, a pu obtenir directement du suc des feuilles par la simple action des vapeurs du CHCl_3 . Il écrit dans son mémoire : « Sous l'influence des anesthésiques, les feuilles de raifort deviennent flasques, changent de teinte, leur surface apparaît humide ou même laisse perler des gouttelettes de liquide. »

En prenant une cactée, plante charnue, pauvre en méats aérifères, le phénomène est accentué, les gouttelettes qui sourdrent à la surface sont très nombreuses, il ajoute : « Pour les plantes riches en méats aérifères, le phénomène peut passer inaperçu, car l'eau, chassée du protoplasme, n'apparaît pas à l'extérieur, mais les feuilles, qui étaient

vertes, prennent la teinte de feuilles gelées. *Guignard* et *Mirande* n'ont pas mesuré les concentrations du liquide qu'ils obtenaient ainsi, ils mettaient seulement en évidence l'acide cyanhydrique ou l'essence de moutarde qu'ils contenaient. *Guignard* a répété cette expérience pour les poils charnus de l'orange et il a constaté que le liquide exsudé contenait des principes solubles et notamment de l'acide citrique. Il ressort de ces expériences et des nôtres (qu'un liquide s'écoule ou non des organes soumis aux vapeurs de chloroforme) qu'un changement s'est opéré dans le protoplasma qui n'agit plus comme membrane semi-perméable ou ultra-filtrante au moment de la sortie du suc cellulaire.

Mais le chloroforme n'arrêtant pas, comme nous l'avons vu, l'action des ferments sur les glucosides contenus dans un très grand nombre d'organes végétaux (120), ne peut être employé comme procédé d'extraction du suc cellulaire.

Ether. — Pour étudier la concentration du suc cellulaire dans les solutions éthérées, nous introduisons 20 grammes de feuilles dans des flacons de 100 cc. contenant de l'eau saturée d'éther (70 cc. d'eau, 11 à 13 cc. d'éther). Au bout d'un certain temps, une à deux semaines, le liquide était recueilli, pesé et bouilli jusqu'à ce que les vapeurs se dégageant ne sentent plus l'éther. On mesurait alors le Δ de ce liquide au moyen du cryoscope, et par un simple calcul, connaissant le poids sec des feuilles et l'eau évaporée pendant l'ébullition, on en déduisait la concentration du suc cellulaire.

Nos expériences montrent que l'éther, pas plus que le chloroforme, ne donne pour la concentration du suc cellulaire des résultats exacts. Les erreurs sont parfois tout à fait incompréhensibles. Pourquoi l'échantillon (3) de fusain donne-t-il, après quatorze jours dans la solution éthérée, une concentration inférieure à celle trouvée par la méthode du bouillon, tandis que les échantillons (1) et (2), qui sont restés huit et sept jours dans la solution, donnent des résultats semblables pour les deux méthodes ? Pour le buis, l'aucuba, le laurier-cerise et le lierre, nous trouvons, au contraire, des concentrations supérieures pour la méthode des solutions éthérées. L'éther n'arrête donc pas non plus les décompositions chimiques dues aux ferments végétaux.

Nous retrouvons là le fait général que les anesthésiques peuvent tuer un organe végétal et conserver ses propriétés diastasiques. *Gain, Brocq-Rousseu* (15-16-17) et *Apsit* (8)

TABLEAU II

Plante	Date de la cueillette	Nombre de jours dans la solution étherée	Δ Calculé d'après sol. étherée	Δ Calculé d'après bouillon
1 ^o Fusain	20-1-25	8	1,37	1,36
2 ^o —	31-1-25	7	1,24	1,2
3 ^o —	14-2-25	14	0,96	1,465
4 ^o —	21-2-25	15	1,559	0,855
5 ^o Buis	29-1-25	8	2,0	1,89
6 ^o Aucuba	30-1-25	8	2,18	1,2
7 ^o —	7-2-25	6	1,102	1,06
8 ^o —	7-2-25	13	1,56	1,06
9 ^o Laurier cerise ...	14-2-25	14	2,214	1,706
10 ^o Lierre feuilles 1924.	21-2-25	15	2,62	1,474

ont montré, en 1909, que des graines pouvaient être tuées par anesthésie et conserver leur faculté diastasique avec une activité normale. De ce fait même, les anesthésiques ne peuvent servir pour l'extraction du suc cellulaire.

III. -- MÉTHODE D'EXTRACTION DU SUC CELLULAIRE PAR PRESSION APRÈS PULPAGE

Nous avons fait également quelques expériences en nous servant de la méthode d'*André* : pulpage de l'organe dans une râpe circulaire ou dans un hache-viande, et extraction du jus au moyen de la presse hydraulique.

Nous avons obtenu les résultats suivants (tableau III) :

Comme ce tableau le montre, la similitude des résultats obtenus par ces deux méthodes est frappante.

Sur des racines de carottes pulpées, nous avons mesuré la concentration des jus successifs obtenus à des pressions

TABEAU III

Plante	Organe	Date de la cueillette	Δ Du jus de l'organe pulpé	Δ Calculé d'après le bouillon
Buis.....	feuilles	5-2-24	2,17	2,10
Lierre...	—	3-2-24	1,62	1,61
Fusain...	—	12-2-24	1,22	1,22
Carottes.	racines	20-11-25	0,94	0,95

croissantes et nous avons trouvé une concentration indépendante de la pression :

Pression	Δ	Δ	Volume	Poids
	Premier jus	Deuxieme jus		
Carotte entre 0 et 5 kilos	0,94		8 cc.	8,173
— entre 5 et 10 kilos		0,94	8 cc.	8,189
— entre 0 et 5 kilos	0,97		7 cc.	7,192
— entre 5 et 10 kilos		0,97	7 cc.	7,208

Ces jus filtrés donnaient également des poids sensiblement constants.

André (4) trouvait, au contraire, pour les mêmes organes, que les poids décroissaient légèrement lorsque la pression augmentait. Or, ses expériences datent de juin, juillet et septembre, les nôtres de novembre. Un grand nombre de nos déterminations ont montré que, d'une façon générale, le poids moléculaire moyen du liquide cellulaire d'un organe végétal est beaucoup plus faible en hiver qu'en été. Si, comme nous l'avons supposé, le mécanisme de sortie du suc cellulaire est une ultra-filtration, plus les molécules seront petites, moins elles seront arrêtées. Nous comprenons alors la constance de concentration et de poids de nos jus provenant de carottes cueillies en novembre.

Critique de la méthode d'extraction du suc cellulaire par pression après pulpage.

De toutes les méthodes que nous venons d'étudier, c'est celle qui donne les résultats les plus constants. C'est d'ailleurs à elle que *Lapicque* et *Chaussin* (98) ont eu recours pour le contrôle de la méthode du bouillon. Pour plus de précision dans la comparaison, ils se servaient toujours d'organes aqueux qui, après un râpage fin, donnaient un jus abondant par simple pression à la main. Cette faible pression leur faisait présumer que le suc qu'ils recueillaient provenait seulement des cellules brisées par le râpage.

Cependant le suc cellulaire ainsi obtenu n'est pas toujours tout à fait représentatif quant à sa concentration et à sa composition du suc cellulaire de l'organe étudié et peut varier avec la pression.

Dans tous les cas, quel que soit l'appareil employé, hacheviande ou râpe fine, le broyage est toujours incomplet, et comme on peut le voir au microscope, même dans la pulpe la plus fine, le nombre des cellules intactes est considérable. Il est à redouter que deux broyages ne donnent pas la même proportion de cellules lésées et de cellules non lésées, ce qui pourrait entraîner de légères différences dans les concentrations des jus de presse.

D'autre part, les différentes parties d'un même organe ne possèdent pas toujours les mêmes résistances mécaniques, et le broyage les lèse en proportion différente. Or, si la composition chimique du suc cellulaire n'est pas la même dans les différentes parties, le manque d'homogénéité de la pulpe pourra entraîner des différences de concentration et de composition entre les jus successifs obtenus à des pressions croissantes et entre la concentration de ces jus et celle du suc cellulaire de l'organe.

Colin (21) a montré, en 1924, que les régions vascularisées de la betterave sucrière sont plus riches en sucre que le parenchyme (à poids égal, la différence est d'un tiers environ) et que les anneaux vasculaires étant plus nombreux dans la betterave sucrière que dans la betterave fourragère, cette localisation explique la différence entre la composition des deux betteraves.

L'année suivante, il a repris ces expériences avec *Grand-*

sire (22) en précisant les résultats. Ils analysent séparément les faisceaux et le parenchyme et trouvent que le sucre total est plus abondant dans les faisceaux dont d'ailleurs la conductivité électrique est plus grande. Le sucre réducteur, au contraire, est deux fois plus abondant dans le parenchyme. Les ferments et les diastases sont également localisés, les ferments oxydants étant plus abondants dans les faisceaux et le pouvoir hydrolysant du parenchyme étant plus fort. Or, la résistance mécanique des faisceaux et du parenchyme est très différente.

Guignard, nous l'avons vu, avait déjà trouvé cette localisation des diastases et des glucosides dans des cellules spéciales. De même *Atkins* (1), en 1913, trouvait que dans les tissus végétaux les oxydases étaient localisés dans des cellules spéciales.

Demoussy (35), en 1915, montrait la localisation des acides et des sucres dans les fruits charnus. Il plaçait les fruits dans un linge et en extrayait les jus à la main, recueillant séparément les jus obtenus à des pressions croissantes.

Pour les prunes, les abricots et le raisin, il trouve que les derniers liquides exprimés sont beaucoup plus acides que les premiers, jusqu'à sept fois plus acides dans le cas des prunes. Cette différence d'acidité est très faible pour les jus de pêche, elle est nulle pour les jus de melon et de fraise. Au contraire, l'acidité diminue dans les derniers jus de cerises et de tomates.

Les sucres réducteurs varient dans le même sens que l'acidité, sauf dans le cas du raisin, tandis que les sucres non réducteurs varient en sens inverse. Ces résultats concordent avec ceux de *Ladureau* (94) qui trouvait que la richesse en saccharose des jus de betteraves sucrières diminuait lorsque la pression augmentait.

Ils expliqueraient également le fait observé par *SAILLARD* (147) en 1915, à savoir que le jus des betteraves ayant subi le gel et le dégel peut être jusqu'à dix fois plus acide que le jus des betteraves ordinaires et contient moins de saccharose et plus de sucres réducteurs.

Demoussy a également extrait le jus des prunes en les saupoudrant de sel marin. Le liquide cellulaire se répand

alors à l'extérieur par plasmolyse et devient de plus en plus acide. L'auteur en conclut que ce sont les mêmes cellules qui présentent à la fois la plus grande perméabilité pour la plasmolyse et la moindre résistance mécanique sous l'action de la pression.

Ces résultats concordent avec les nôtres et semblent montrer que la résistance mécanique des cellules et leur perméabilité varient en sens inverse.

Mais *Demoussy* ajoute que cette localisation n'entraîne pas un déséquilibre osmotique entre les différentes parties du fruit. Pour l'abricot et les prunes, il trouve les concentrations suivantes :

	Premier jus	Dernier jus
<i>Abricot</i>	2°34	2°40
<i>Prunes</i>	1°36	1°44

Ces chiffres sont, à son avis, un exemple remarquable d'équilibre osmotique. Ces écarts de concentration ne nous semblant pas négligeables, nous avons essayé sur les betteraves de mesurer les concentrations du suc cellulaire des faisceaux et du parenchyme par la méthode des bouillons. Dans une première série d'expériences faites sur de mauvais échantillons de betteraves sucrières, nous n'avons pas trouvé de différence de concentration moléculaire entre ces deux sucs :

<i>Faisceaux</i>	1,474
<i>Pulpe</i>	1,48
<i>Couche externe</i>	1,60

Il serait intéressant de reprendre ces expériences pour savoir si la localisation des constituants entraîne ou non des différences de pression osmotique. Dans tous les cas, les résultats de *Colin*, de *Demoussy* et les nôtres montrent que, si la localisation de certains constituants dans des tissus d'un même organe de résistance mécanique différente n'entraîne pas toujours des différences de concentration moléculaire, elle peut causer des différences de composition entre les sucs extraits par pression après pulpage et le suc cellulaire de l'organe. Cette méthode ne peut donc être employée que si l'on est sûr de l'homogénéité de l'organe à étudier.

IV. -- MÉTHODE D'EXTRACTION PAR PRESSION APRÈS REFROIDISSEMENT

Nous n'avons pas refait les expériences de *Dixon* et *Atkins* avec l'air liquide, ni celles de *Gortner*, *Harris* et *Lawrence* avec les mélanges réfrigérants ; mais le fait que, d'une part, les basses températures transforment la perméabilité cellulaire et empêchent l'action des diastases, les transformations chimiques ou bactériologiques qui pourraient avoir lieu dans les liquides cellulaires, que, d'autre part, les résultats de ces auteurs sont très semblables aux résultats que nous avons obtenus par la méthode du bouillon pour les mêmes organes végétaux, nous porte à croire que ce procédé d'extraction du suc cellulaire est correct.

V. -- MÉTHODE DU BOUILLON

Nous avons choisi de préférence la méthode du bouillon parce qu'elle est plus rapide et plus commode, elle peut se pratiquer sur le lieu même où l'organe végétal est récolté sans avoir besoin d'une installation de laboratoire très compliquée. D'autre part, les précautions à prendre dans cette méthode sont très simples, il suffit de veiller à ce que l'ébullition ne soit pas trop forte. Au contraire, lorsqu'on retire l'organe de l'air liquide pour le presser, il faut éviter la condensation de la vapeur d'eau.

Voici en quelques mots la technique employée : on prend deux échantillons de 20 grammes aussi homogènes et représentatifs de l'organe végétal étudié que possible, cela pour éviter les erreurs de composition qui pourraient provenir de la localisation de certains constituants dans des cellules spécialisées. L'un des échantillons sert à déterminer le poids sec de l'organe Ps, il est placé pour cela dans une étuve à 100° jusqu'à constance de poids. L'autre sert pour la fabrication du bouillon. Dans un vase conique en verre de Bohême de 150 centimètres cubes et de poids *t*, on chauffe jusqu'à l'ébullition 60 centimètres cubes d'eau distillée. On

y laisse alors tomber rapidement les 20 grammes de tissu végétal fragmenté, on continue une très légère ébullition pendant une demi-heure environ. On laisse refroidir et on pèse alors le vase et son contenu, soit M ce poids. On recueille le liquide en pressant à la main, dans de l'étamine, le tissu végétal bouilli. C'est ce liquide filtré qui sert à l'étude du suc cellulaire.

Soit θ l'abaissement du point de congélation de ce liquide, Δ l'abaissement du point de congélation des liquides cellulaires des feuilles est donné par la formule :

$$\Delta = \frac{\theta [M - (t + Ps)]}{20 - Ps}$$

$M - (t + Ps)$ représente l'eau totale contenue dans le liquide cryoscopé.

$20 - Ps$, l'eau contenue dans l'organe frais.

$\frac{M - (t + Ps)}{20 - Ps}$ représente donc le coefficient de dilution.

Pour apprécier la valeur de cette nouvelle technique, il fallait trouver une base de comparaison. La méthode de pression après pulpage, en choisissant des tissus très aqueux et pouvant se réduire en pulpe fine facilement, est dans ce cas suffisamment approchée, comme nous l'avons vu. Avec de tels organes (feuilles et racines de betteraves par exemple) on peut, au moyen d'une râpe circulaire très fine, obtenir une pulpe contenant un très grand nombre de cellules déchirées dont il est facile d'extraire, par simple pression à la main, une quantité abondante de jus. Par ce procédé, étant donnée la faible pression, nous n'extrayons pas de sucs des cellules intactes, ce qui, ainsi que nous l'avons exposé, peut amener des perturbations. Comme nous le voyons dans les expériences 2, 9, 11 et 16 de notre tableau I, les résultats, quant à la concentration des liquides cellulaires calculée par les deux méthodes, sont très semblables.

Parmi les causes d'erreur que pouvait entraîner cette nouvelle technique se trouvent : la coagulation de certains constituants cellulaires par la chaleur et les changements de concentration due à la dilution. Pour la coagulation,

Lapicque et *Chaussin* ont comparé le Δ du jus obtenu par le procédé d'*André* avec le Δ de ce même jus après avoir été soumis pendant quelques minutes, en vase clos, à la température de 100°. Cette température a pour effet de coaguler la matière chlorophyllienne dans le cas des feuilles et de faciliter la filtration.

Comme le montre l'exemple suivant, la coagulation a peu d'effet sur le Δ des liquides cellulaires.

Feuilles de jeunes betteraves, 3 juin 1922 :

Jus vert Δ	Jus coagulé et filtré Δ	Δ calculé par la méthode du bouillon (dilution 1,54)
1°24	1°22	1°22

Or, pour la composition des liquides cellulaires, les résultats fournis par le jus coagulé et filtré et par le bouillon sont sensiblement les mêmes :

	Jus coagulé et filtré	Bouillon
Extrait sec	4,93	5,15
Sulfates en SO^4	0,0679	0,0824
Cl	0,330	0,310
PO^4 total	0,106	0,102

Pour apprécier l'effet de la dilution, ils ont fait des déterminations sur les jus directs et sur les jus dilués (en prenant le même coefficient de dilution que pour le bouillon) sur des feuilles et racines de betteraves.

Organe	Espèces	Δ jus	Δ bouillon	Δ Jus dilué	Coefficient de dilution
Feuilles.	sucrière	1,24	1,32	1,35	3,16
—	distillerie	1,02	1,10	1,14	2,38
—	fourragère	0,92	1,06	1,11	2,50
Racines.	sucrière	1,48	1,51	1,50	3,24

Ces résultats montrent que pour un coefficient de dilution voisin de 3 dans le cas des feuilles, le Δ physiologique calculé d'après le bouillon ou le jus dilué est systématiquement fort avec un excès de l'ordre du dixième de degré.

Dans les mêmes conditions, la racine donne des différences bien moindres, ce qui permet de supposer que les erreurs sont dues aux effets de la dissociation des électro-

lytes, moins abondants dans la racine que dans la feuille.

Pour l'étude des variations de concentration des sucres cellulaires de l'épi de blé, *Chaussin* (20) a conservé la méthode du bouillon, malgré la formation d'empois, qui rend la filtration difficile. Aussi donne-t-il ses résultats sous réserve.

On pouvait supposer, d'autre part, que le bouillon amenait des perturbations dans le P_H des liquides cellulaires. Nous avons comparé le P_H de jus extrait directement et le P_H du bouillon. Nous prenions pour cela un organe très aqueux et donnant un liquide peu coloré qui nous permettait d'apprécier facilement les changements de couleur du réactif employé. Les poils charnus de l'orange se prêtaient facilement à ces expériences. L'orange était pressée à la main, le jus était filtré et on mesurait sur le tiers du jus obtenu son Δ et son P_H , on trouvait les résultats suivants : $\Delta = 1,43$, $P_H = 2,9$.

L'autre tiers du jus était dilué de façon à tripler son volume (employant sensiblement le même coefficient de dilution que dans les bouillons). Le P_H de ce jus dilué était resté 2,9, le Δ du jus, en tenant compte de la dilution, était de 1,49. Le dernier tiers était dilué comme précédemment et bouilli pendant une demi-heure, son P_H était resté 2,9 et le Δ du jus, en tenant compte de la dilution et de l'évaporation, était 1,50.

Nous avons répété plusieurs fois l'expérience et nous avons toujours trouvé des résultats analogues. Si, au lieu de faire bouillir le jus extrait, nous faisons un bouillon avec des quartiers d'orange bien débarrassés des différentes peaux et que nous comparions le P_H du bouillon et le P_H du jus pressé, nous trouvons également les mêmes résultats.

La méthode du bouillon n'est pas parfaite, elle n'a pas résolu la question posée par *Nicolosi Roncati* (130), en 1907, de l'obtention des différents liquides végétaux purs. Mais, du moins, elle nous donne pour l'étude de l'ensemble des liquides d'un organe végétal des résultats plus exacts que ceux obtenus par la plupart des méthodes antérieures en même temps qu'elle est susceptible d'applications plus étendues.

En dehors du double intérêt pratique et théorique qu'il y avait à connaître une méthode rapide et sûre pour étudier

la partie soluble des organes végétaux, cette étude critique nous a permis d'entrevoir certains faits sur le mécanisme de sortie du suc cellulaire. Il ressort nettement de cet exposé que la couche protoplasmique est le siège des changements de perméabilité. En effet, si la couche protoplasmique est tuée ou tout au moins transformée par des actions telles que le froid ou la chaleur, les anesthésiques, les actions mécaniques, pulpage ou forte pression préalable, la perméabilité de la cellule devient invariable. La perméabilité ne peut avoir pour siège la substance intercellulaire inerte, car alors on ne pourrait expliquer le fait que d'attendre quelques heures entre deux pressions ait pu modifier la perméabilité. En effet, dans nos expériences sur les concentrations des jus successifs, lorsqu'on laissait reposer pendant quelques heures la pulpe d'un organe végétal pressé, celle-ci donnait à la seconde pression un jus très concentré. La perméabilité avait donc changé pendant ce temps : si elle avait pour siège la matière inerte, le changement se ferait immédiatement. D'autre part, les anesthésiques plasmolysant les cellules agissent bien sur la couche protoplasmique et non sur le système intercellulaire.

Le fait remarqué par L et M. *Lapicque* (97) sur les algues de haute mer exposées au soleil pendant les grandes marées et dont la concentration (normalement supérieure à celle de l'eau de mer) était devenue presque égale à celle-ci, ne put s'expliquer que par le changement de perméabilité de la couche protoplasmique. De même, dans nos recherches, les plantes cueillies par de fortes gelées semblaient avoir une plus grande perméabilité. Or, ni le soleil, ni la gelée ne modifient le système intercellulaire.

Osterhout (133) ayant supposé que la conductivité électrique pouvait exprimer la perméabilité du protoplasma, ces expériences de 1918 sur les changements de conductivité électrique des organes végétaux viennent appuyer notre hypothèse, que dans le mécanisme de sortie du suc cellulaire la couche protoplasmique est bien la partie cellulaire ultra-filtrante.

Osterhout tuait la couche protoplasmique sans altérer la substance intercellulaire. Quel que soit le procédé employé pour atteindre ce but, la conductivité électrique de

l'organe augmentait jusqu'à atteindre une valeur fixe au moment de la mort. Après la mort, tous les réactifs qui influent sur la conductivité du tissu vivant n'avaient plus d'action.

Ainsi lorsqu'il ajoutait du CaCl_2 à de l'eau de mer, il trouvait que la conductivité électrique de l'algue qui y était plongée diminuait. Or, la substance intracellulaire qui s'imbibe de la solution a une conductivité électrique plus grande, la diminution provient donc de l'action du Ca sur le protoplasme vivant. D'ailleurs, lorsque le protoplasma est mort, la conductivité électrique de l'algue augmente lorsqu'on ajoute CaCl_2 à l'eau de mer. Nous avons là une preuve frappante du fait que le protoplasma est bien le siège des changements de conductivité électrique.

Dixon (36), en 1924, montrait que la résistance électrique des feuilles mortes était de vingt-deux à six fois plus petites que celle des feuilles vivantes. Ce changement de résistance électrique provient de la mort du protoplasma, il est accompagné par un changement de perméabilité. Nous pouvons donc supposer que *la couche protoplasmique est bien le siège des changements de perméabilité.*

Cette couche protoplasmique, lorsque l'organe végétal est pressé, agit comme un ultra-filtre très fin tant qu'elle n'est pas rompue. La rupture dépend de la résistance mécanique des substances intercellulaires. Si ce système intercellulaire est peu résistant, de faibles pressions le briseront et, les couches protoplasmiques rompues, le suc cellulaire s'écoulera librement, c'est, nous l'avons vu, ce qui se passe pour les organes végétaux dont le poids sec de la partie insoluble est très faible.

D'ailleurs, l'observation nous confirme cette hypothèse, lorsque nous pressions des pommes de terre, des carottes, des betteraves, de jeunes feuilles (organes qui donnaient par la seule application d'une pression un jus de concentration très semblable à celle du suc cellulaire), nous entendions des éclatements dont le nombre augmentait avec la pression, et des parties d'organes pulvérisées étaient projetées à de grandes distances ; il s'écoulait à la fois un liquide et une purée très fine. Nous avons essayé de mettre l'organe, avant de le presser, dans plusieurs épaisseurs de toile fine

pour remédier à cet inconvénient, mais très vite, ces explosions trouaient la toile. Au contraire, lorsque nous pressions des feuilles ayant un poids sec insoluble élevé, nous n'entendions pas d'explosions.

Le système intercellulaire n'agit donc sur la perméabilité cellulaire que comme soutien de la couche protoplasmique. S'il possède une grande résistance mécanique, il empêche la couche protoplasmique de se rompre sous l'action de la pression et celle-ci agit alors comme un fin ultra-filtre. Cette action ultra-filtrante est modifiée par différents facteurs que nous avons passé en revue et elle est toujours arrêtée par la mort. Quant à la plante vivante, le problème des modifications de la perméabilité des cellules est très complexe, nous ne l'avons pas abordé. Nous n'avons étudié la perméabilité que dans ses rapports avec le mécanisme de sortie du suc cellulaire et les procédés d'extraction de ce dernier.

Méthodes de mesure de la pression osmotique des liquides cellulaires végétaux

La pression osmotique des liquides cellulaires végétaux, obtenus par les différents procédés que nous venons d'énumérer, peut être mesurée par plusieurs méthodes : les méthodes cryoscopiques, et les méthodes tonométriques. La plus employée et la plus pratique est la méthode cryoscopique que nous avons exposée plus haut et qui est celle que nous avons utilisée dans toutes nos expériences.

Pour nos mesures nous nous sommes servis d'un thermomètre à mercure, la méthode du bouillon nous donnant toujours du liquide en quantité suffisante.

Lorsqu'il est possible de recueillir seulement une petite quantité de liquide on peut avoir recours au couple thermoélectrique pour mesurer le Δ .

On sait que dans un circuit formé de deux métaux différents le courant qui y circule est en première approximation proportionnel à la différence de température des deux soudures. Par cette méthode on peut mesurer le Δ de la solution considérée, soumise au refroidissement, en y introduisant un couple thermoélectrique sous forme d'aiguille laquelle constitue une des deux soudures du circuit. L'autre soudure est placée dans de la glace fondante. Au moment de la congélation de la solution le courant qui traverse le galvanomètre est proportionnel au Δ . On a taré préalablement l'instrumentation au moyen de solutions de Δ connus.

Dès 1910 *Dixon* et *Atkins* (37) ont utilisé cette méthode alors qu'ils pensaient ne recueillir que de très petites quantités de sucs.

Mais il serait intéressant lorsque l'organe végétal le permet de mesurer le Δ *in situ* par l'introduction de l'aiguille

thermoélectrique directement dans l'organe ou même dans la cellule. Des algues, comme *valonia* par exemple, à cellules uniques de grande dimension, se prêteraient bien à ces expériences.

Les méthodes tonométriques permettant de déduire la pression osmotique d'après la tension de vapeur peuvent rendre de grands services surtout dans les cas où le liquide considéré est peu abondant.

1° La méthode de *Barger* consiste à remplir un tube de très petit diamètre (1 mm. environ) par un chapelet de gouttes constituées alternativement par la solution étudiée et par un liquide de pression osmotique connue. Les extrémités du tube sont scellées à la flamme. Si la goutte de la solution étudiée a une pression osmotique supérieure à celle de la solution étalon, sa tension de vapeur est plus faible et elle augmente de volume aux dépens des gouttes de solution étalon qui l'encadrent, et vice versa. La longueur des gouttes est contrôlée avec un microscope muni d'un oculaire micrométrique. A l'aide d'un certain nombre de solutions étalons on peut déterminer le Δ de la solution considérée d'une façon très approchée. Cette méthode a l'avantage de nécessiter très peu de liquide (quelques millimètres cubes suffisent). On peut, dans certains cas, recueillir le liquide directement avec une pipette très fine que l'on introduit à l'aide d'un micromanipulateur dans une cellule considérée. Mais encore faut-il des cellules de dimensions importantes. Cette méthode employée en physiologie animale présente des inconvénients : d'abord il faut un grand nombre de solutions, ensuite il faut attendre plus de 10 heures pour que les différentes gouttes aient atteint leurs dimensions d'équilibre.

2° Méthode de *Hill*. De petites bandes de papier filtre imbibées l'une de la solution étudiée, l'autre d'une solution saline de tension de vapeur connue sont placées respectivement sur les deux groupes de soudures d'une pile thermoélectrique. Le tout est enfermé dans une enceinte humide à température constante. La vitesse de condensation de la vapeur d'eau sur les soudures (et partant la température de celle-ci) est proportionnelle à la différence entre la tension de vapeur de l'enceinte et celle des solutions qui les

recouvrent. La force électromotrice de la pile est donc proportionnelle à la différence des tensions de vapeur des solutions situées de part et d'autres de celle-ci. L'instrumentation est calibrée à l'aide de solutions de tensions de vapeur connues. Ce procédé de détermination de la pression osmotique par voie tonométrique est de beaucoup le plus précis, grâce aux perfectionnements apportés par Hill à la mesure des faibles différences de température au moyen de couples thermoélectriques.

CONCLUSIONS

L'extraction des jus des organes végétaux par simple pression donne des résultats variables quant à la composition et à la concentration des liquides cellulaires. La couche protoplasmique semble agir comme un ultra-filtre qui laisse passer facilement l'eau mais retient plus ou moins les corps dissous dans les liquides cellulaires selon la grosseur de leurs molécules.

Parmi les actions susceptibles de transformer la perméabilité cellulaire, l'*action mécanique* a été la plus employée. L'organe végétal était réduit en fine pulpe avant d'être pressé. Le broyage a pour effet de rompre les membranes cellulosesiques qui laissent échapper le contenu cellulaire sous l'action d'une pression. Mais, quel que soit le procédé employé pour le broyage, la pulpe n'est jamais suffisamment fine et homogène pour qu'on soit sûr que la localisation des constituants dans des cellules de résistance mécanique différente n'entraînera pas des différences de composition ou de concentration entre les jus extraits successivement d'un même organe ou entre le liquide obtenu dans une seule extraction et le suc cellulaire global de l'organe.

Les *anesthésiques* agissent sur la couche protoplasmique et la rendent perméable. Mais leur action, pour être efficace, doit être prolongée, et comme, d'autre part, ils n'empêchent pas les transformations causées par les diastases et par les ferments solubles, le jus recueilli par pression d'un organe anesthésié peut avoir une composition chimique et une concentration moléculaire différentes de la composition et de

la concentration moyenne des liquides cellulaires du tissu étudié.

Parmi les différents procédés d'extraction du suc cellulaire, deux ont retenu notre attention : la pression après refroidissement de l'organe, et l'action de l'eau bouillante. Par ces deux méthodes, toutes les cellules sont lésées et tous les éléments vitaux tués presque instantanément. Le protoplasma mort cesse d'agir, sous l'action d'une pression, comme un ultrafiltre, et les corps dissous dans les liquides cellulaires exsudent en même temps que le solvant. Ces traitements énergiques arrêtent, d'autre part, l'action des diastases, ferments solubles et bactéries, et les liquides cellulaires ainsi obtenus conservent leur composition et leur concentration.

La pression osmotique du suc cellulaire ainsi obtenu peut être mesurée par différents procédés : la méthode cryoscopique permet de mesurer le Δ soit à l'aide d'un thermomètre à mercure lorsque la quantité de liquide est abondante, soit à l'aide d'un couple thermoélectrique lorsqu'on a recueilli peu de liquide. On peut également déterminer la tension de vapeur du liquide soit par la méthode de *Barger*, soit par celle de *Hill*. La méthode cryoscopique par voie thermoélectrique et les méthodes tonométriques de *Barger* et de *Hill* ont l'avantage de n'exiger que de petites quantités de liquide. Dans cet ordre d'idées il serait intéressant, lorsque l'organe végétal le permet, d'en mesurer le Δ *in situ* au moyen du couple thermoélectrique.

DEUXIÈME PARTIE

Etude des variations saisonnières
de la concentration des sucres végétaux

Méthode. -- Nous avons exposé dans la première partie de ce travail la méthode des bouillons qui est celle que nous avons utilisée dans notre étude des variations de la concentration des liquides cellulaires des feuilles de différentes plantes. Rappelons brièvement que le Δ des liquides intérieurs était déterminé en faisant bouillir pendant 20 minutes un poids connu d'environ 20 grammes de feuilles dans une quantité d'eau déterminée.

Il serait intéressant dans l'avenir de ramener les résultats, non seulement à un poids connu de feuilles, mais encore à une surface de feuille connue.

Botazzi (14), dans son étude du cytoplasme, différencie les milieux intérieurs des animaux et des végétaux par le degré de stabilité de leur concentration moléculaire : les tissus animaux étant caractérisés par des liquides de concentration bien définie et en général stable, les liquides cellulaires végétaux au contraire ont des concentrations très variables. Depuis, les auteurs ayant travaillé la question de concentration des liquides cellulaires végétaux ont retrouvé cette grande variabilité. *Combes*, en particulier, la souligne dans ses nombreux travaux sur les variations des différentes substances dans les plantes.

Nos recherches ont eu pour but d'essayer, par un grand nombre de mesures de concentrations (500 environ), réparties sur deux années consécutives, de déterminer certaines de ces variations et de les rapprocher autant que possible de phénomènes naturels ainsi que des résultats des analyses faites par différents auteurs.

Pour cela nous avons pris de nombreuses précautions pour uniformiser nos échantillons et éliminer ainsi le plus grand nombre possible de facteurs de variations. Nous passerons d'ailleurs en revue quelques-uns de ces facteurs.

Malgré ces précautions nos résultats restaient illisibles.

Les variations définies que nous cherchions étaient encore masquées par d'autres provoquées par des phénomènes accidentels. Nous avons cherché à éliminer ces variations en faisant des moyennes portant sur un grand nombre d'expériences faites dans des conditions apparemment identiques. C'est alors que nous avons pu dégager de nos résultats des variations saisonnières déterminées, correspondant aux différents stades du développement des feuilles.

Nos recherches ont porté : 1° sur des arbres à feuilles caduques : orme (*Ulmus campestris*) et sycomore (*Acer pseudoplatanus*) ; 2° sur des arbustes à feuilles persistantes : buis (*Buxus sempervivens*), fusain (*Evonymus Europæus*), lierre (*Hedera Helix*) ; 3° enfin sur la ronce (*Rubus fruticosus*) dont les feuilles que nous appellerons semi-persistantes tombent depuis l'automne jusqu'à la fin du printemps qui succède à celui de leur apparition, ce qui classe cet arbuste entre les arbres à feuilles caduques et les arbres à feuilles persistantes.

A l'automne, nous avons étendu nos recherches à d'autres arbres à feuilles caduques : noyer (*Juglans Regia*), Robinier faux acacia (*Robinia pseudacacia*), afin d'étudier le phénomène de la chute des feuilles.

Au printemps, nous avons déterminé la concentration caractéristique du bourgeon.

Nous avons étudié les variations de cette concentration pendant la croissance de la jeune feuille.

Les feuilles persistantes âgées nous ont permis d'étudier les phénomènes concomitants chez celles-ci à l'apparition et au développement des feuilles nouvelles.

En été, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure l'assimilation chlorophyllienne modifiait la concentration du milieu intérieur.

En automne, nous avons suivi les variations de Δ qui accompagnent la chute des feuilles.

En hiver, nos résultats sur les feuilles persistantes apportent quelques contributions à l'étude du problème si important de l'adaptation au froid.

Pour nous permettre d'interpréter nos résultats, nous avons déterminé la quantité de matière organique et de cendres contenues dans le milieu intérieur. Nous mesurions

le Δ de celui-ci, ainsi que le poids de la substance sèche correspondante. Toutes ces valeurs ont été calculées pour 100 grammes de substance fraîche. Ainsi nous désignons par *poids sec* le poids de substance sèche pour 100 grammes de feuilles cueillies. En automne, la déshydratation des feuilles étant très grande, nous avons également exprimé ces résultats pour 100 grammes de feuilles desséchées.

Nous avons également noté les variations de la matière insoluble minérale et organique pour voir : 1° dans quelle mesure les variations du milieu intérieur sont propres à celui-ci ou seulement apparentes et provenant des modifications de la feuille entière ; 2° pour déterminer la répercussion des variations du milieu intérieur sur la partie insoluble ; 3° pour établir une relation entre nos résultats et ceux des recherches si nombreuses qui ont été faites sur la feuille entière sans distinction de liquides intérieurs et des substances insolubles, dont l'intérêt, du point de vue physiologique, est beaucoup moindre.

Influence de certains facteurs sur le Δ

Voyons d'abord quels sont les facteurs qui font varier la concentration des liquides cellulaires et quelles précautions nous avons prises pour les éliminer dans la mesure du possible.

Age de la feuille. — Le Δ des feuilles varie selon l'âge de celles-ci. Nous insisterons sur ces changements lors de l'étude des variations saisonnières. Toutefois, pour les feuilles persistantes, il est très important de différencier les feuilles d'âges différents qui se trouvent sur l'arbre à la même époque.

Au moment de l'éclosion des bourgeons on peut distinguer par l'observation chez le fusain et le lierre trois sortes de feuilles : les feuilles nouvelles, les feuilles de l'année précédente et les feuilles plus âgées. Dès que les feuilles nouvelles ont atteint leur taille normale on ne peut plus distinguer les feuilles de l'année précédente des feuilles plus âgées. D'ailleurs, à mesure que les feuilles vieillissent, leurs différences de composition avec l'âge tendent à disparaître.

La lecture de nos tableaux montre que d'une façon générale les feuilles âgées ont un Δ plus élevé que les feuilles nouvelles, toutes choses égales d'ailleurs. Toutefois, l'augmentation du Δ est limitée et comme le montre le tableau IV nous n'avons pas trouvé de différence systématique entre le Δ de feuilles âgées d'un an et le Δ de feuilles plus âgées.

Dans ces conditions nous n'avons pas étiqueté les feuilles pour les reconnaître. Nous nous sommes contentés de récolter séparément les feuilles de l'année et les feuilles plus âgées.

Dixon et Atkins (39-40), dans leurs nombreux travaux sur *Hedera Helix*, *Hilix aquifolium*, ont noté les mêmes variations du Δ avec l'âge.

TABEAU IV

	Date de la cueillette	Δ	Poids sec	Mat. min. insoluble	Mat. min. soluble	Mat. org. soluble
Feuilles âgées d'un an.	21-2-25	1,47	34	1,81	1,14	8,05
Feuilles plus âgées.		1,59	35	1,53	1,73	8,10
Feuilles âgées d'un an.	18-3-25	1,93	39,5	1,48	1,30	13,04
Feuilles plus âgées.		1,76	39,5	2,47	1,22	12,12
Feuilles nouvelles.	1-5-25	1,35	28,2	1,03	1,32	9,08 9,77
Feuilles d'un an.		1,44	45	2,07	1,20	
Feuilles plus âgées.		1,53	44,5	2,13	1,33	

Age de l'arbre. — Il semble également y avoir une relation entre l'âge de l'arbre et la concentration, aussi avons-nous pris soin de récolter nos feuilles toujours sur les mêmes arbres : l'Orme et le Sycomore étudiés étaient de jeunes rejets.

Habitat. — *Harris, Lawrence* et *Gortner* (83), dans leur étude de la flore des différentes régions de l'Arizona, ont montré l'influence du sol, de l'eau et de l'altitude sur le Δ des plantes. Les analyses de foin de *Dusserre* font ressortir les différences de composition chimique selon l'altitude. *Marie* et *Gatin* (110) ont également étudié la relation du Δ et de l'altitude.

Pour notre recherche des variations saisonnières du Δ nous avons toujours cueilli les feuilles aux mêmes arbres situés dans le jardin qui entoure l'Observatoire du Parc Saint-Maur.

Situation de la feuille sur l'arbre. — *a) Hauteur.* — *Maquenne, Dixon* et *Atkins, Harris, Gortner* et *Lawrence* (82) ont trouvé que le Δ augmentait avec la hauteur de la feuille sur l'arbre.

Nous n'avons pas répété à proprement parler les expériences sur la hauteur de l'insertion de la feuille.

Cependant lorsque nous avons ramassé séparément des feuilles de lierre terrestre et de lierre aérien provenant de la même souche nous avons trouvé un Δ de 1,55 pour le lierre rampant et seulement 1,17 pour les feuilles des rameaux au-dessus.

Jusqu'à quel point devons-nous comparer cette expérience aux résultats inverses obtenus par les auteurs précédemment cités ? En effet, les feuilles de lierre aérien sont morphologiquement très différentes des feuilles de lierre terrestre et les rameaux aériens sont seuls porteurs de fruits.

Korstian (93) retrouve également l'augmentation avec la hauteur de la feuille sur l'arbre, comme *Dixon* et *Atkins* (43-44), il croit à une relation entre la valeur du Δ et l'ascension de la sève.

Harris et *Lawrence* (75), dans leur comparaison des

concentrations des parasites avec celle des hôtes, émettent une hypothèse semblable.

Dixon et Atkins (43-44) ont montré que le Δ de la sève, très variable au cours de l'année, est toujours bien inférieur au Δ des feuilles.

En se reportant au tableau de nos résultats sur le lierre, on remarque également une diminution du Δ de la feuille vers la tige :

Lierre : feuille $\Delta = 1,64$.

— pétiole $\Delta = 0,96$.

— tige $\Delta = 0,92$.

b) Exposition. — *Dixon, Atkins* (38) et *Chandler* (19) trouvent que le Δ des feuilles exposées au soleil est plus élevé que le Δ des feuilles à l'ombre. *Halma et Haas* (72), en 1928, montrent que cette augmentation est bien due à la photosynthèse. En effet, l'exposition au soleil accroît davantage le Δ des feuilles de citronnier que des feuilles d'oranger. Or les feuilles de citronnier ont plus de tissu en palissade que les feuilles d'oranger, et nous savons que c'est dans ce tissu que la photosynthèse est la plus active. Comme, d'autre part, la quantité de matière minérale ne varie pas avec l'exposition, il faut en conclure que dans ce cas l'accroissement du Δ est relié directement à la photosynthèse.

Harris, Gortner et Lawrence (82) associent les facteurs exposition et hauteur des feuilles sur l'arbre ; selon eux, l'accroissement de la photosynthèse avec la hauteur de l'insertion de la feuille est le facteur principal à considérer dans l'augmentation du Δ .

Pour la même raison, les feuilles cueillies l'après-midi ont un Δ plus élevé que les feuilles cueillies le matin. *Blum* (13), en 1916, en mesurant les Δ par la plasmolyse, trouvait le minimum avant le lever du soleil et le maximum tout au début de l'après-midi. *Sprecher*, par des mesures cryoscopiques sur des jus, arrivait au même résultat.

Pour éviter ces variations, nous avons récolté nos échantillons à la même heure, du même côté de l'arbre et à la même hauteur.

Taille des arbres. — Les arbres taillés poussent plus rapidement que les arbres non taillés. *Chandler* (19) et *Reed* (139) ont trouvé que la concentration des feuilles des arbres venant d'être taillés était plus faible. Mais cette différence est seulement passagère, elle dure plus ou moins longtemps après la taille suivant l'espèce. Pour éviter cette variation, nous avons cueilli nos feuilles sur des arbres non taillés.

Dimension de la feuille. — Afin de pouvoir négliger ce facteur, nous récoltions des feuilles de dimensions aussi semblables que possible.

Conditions atmosphériques. — L'effet de la température sur la concentration des sucres cellulaires a été très étudiée. Nous insisterons sur ce facteur qui est intimement lié aux variations qui se produisent aux différents stades de la vie des feuilles.

Au moyen des registres de l'Observatoire du Parc Saint-Maur, nous pouvions connaître les conditions météorologiques au moment de la cueillette, et calculer également les moyennes de température et de degré d'humidité pendant la semaine qui précédait celle-ci.

Nous avons construit de nombreuses courbes pour essayer de trouver une relation entre le 0/0 de poids sec des feuilles et la température et l'état hygrométrique. Nous n'avons pu trouver une telle relation. Par contre, le Δ semble bien subir l'influence de la température et de l'état hygrométrique tout au moins pendant certaines saisons.

Aux Δ minima correspondent souvent les températures maxima et les minima de la courbe du pourcentage de vapeur d'eau atmosphérique.

Ainsi le minimum du Δ observé pour toutes les feuilles étudiées le 21 mai 1925 correspond à une période de chaleur relativement sèche pour la semaine qui précédait cette date.

Il ressort de cet exposé que les causes de variations du Δ sont très nombreuses et très complexes. Malgré toutes les précautions que nous avons prises pour récolter nos échantillons dans des conditions aussi identiques que possible, il

restait toujours des causes de variations que nous ne pouvions contrôler. Ces variations se superposent aux phénomènes que nous voulions étudier et rendent l'interprétation de nos résultats très difficile. Ce n'est que par l'étude des valeurs moyennes calculées d'après de nombreuses expériences exécutées dans des conditions apparemment semblables que nous avons pu tirer certaines conclusions de nos recherches.

Nous allons passer maintenant à l'étude des variations de la concentration qui accompagnent les phénomènes caractéristiques de chaque saison.

Les tableaux V, VI, VII, VIII, IX et X donnent les résultats pour les différentes plantes que nous avons étudiées. Les deux premières colonnes se rapportent à l'étude globale de la feuille : son poids sec 0/0 de poids frais et son poids de matière minérale que nous désignons par Cendres totales. Les 3 colonnes suivantes ont trait aux liquides cellulaires, c'est-à-dire à la partie soluble. Ce sont le Δ calculé d'après le bouillon, l'extrait qui représente l'ensemble de la matière organique et minérale solubles et enfin la matière minérale soluble que nous notons sous cendres physiologiques. Les variations de l'extrait et de la matière organique soluble étant parallèles, nous avons étudié les variations de la matière organique soluble d'après l'extrait.

TABLEAU V. — *Ulmus Campestris* (Orme)

Date de la cueillette	Poids sec 0 0 Poids frais	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait 0 0 de Poids frais	Cendres physiologi- ques	Tempéra- ture en degrés centigr.	0 0 vapeur d'eau atmosphé- rique	Elat des feuilles
12-10-23	32,6	4,32	1,63	10,36	1,92	15,1	78	Vertes
19-10	33,85	3,6	1,76	9,96	1,95	15,7	78	Vertes
24-10	32,1	3,76	1,42	10,15	1,77	14	75	Vertes
28-10	33 33,9	4,12 4,73	1,65 1,6	10,32 8,84	2,69 1,85	14,3	89	Vertes Jaunes
15-11	32,5 34,2 57,1	4,32 4,47 8,65	1,36 1,67 3,13	11,23 10,42 12,72	2,13 1,57 2,93	+ 3,7	87	Vertes Jaunes Mortes
26-11	49,0 76,0	6,75 10,66	2,36 6,73	13,5 15,33	2,26 3,44	- 3,1	94	Vert jaunissant Mortes
20-4-24	23,3	2,23	1,15	6,94	1,44	9	59	Vertes
6-5	26	2,46	0,92	9,0	1,71	10,3	73	»
21-5	27	2,48	0,77	7,6	1,46	19,97	75,5	»
2-6	27	2,81	0,78	7,5	1,36	14,04	85,9	»
1-7	31	3,04	1,34	7,9	1,69	16,86	67,8	»
16-7	33	3,62	1,26	7,69	0,849	20,62	69,7	»
25-4-25	22	2,1	1,0	7,17	1,73	8,1	70	Vertes
11-5	25	2,24	1,07	6,37	1,57	7,3	62	»
29-5	25	2,51	1,24	8,09	1,387	15,4	59	»
11-6	27	3,10	1,27	6,435	0,78	23,6	50	»
22-6	32	3,085	1,33	8,91	0,84	18,1	44	»
19-10-23 Ecorce	49,6	4,0	0,9	7,51	0,5			

Date de la cueillette	Poids sec 0,0 Poids frais	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait du bouillon 0,0 poids frais	Cendres physiologi- ques	Tempéra- ture en degrés centigr.	0,0 vapeur d'eau atmosphé- rique	Etat des feuilles
12-10-23	31	3,95	1,33	7,67	1,25	15,1	78	Vertes
19-10	32,35	3,94	1,18	6,23	1,11	15,7	78	»
24-10	34,8	4,48	1,67	9,1	1,4	14	75	»
28-10	30,33 38	4,8 7,05	1,62 1,68	8,5 7,5	1,87	14,3	89	Vertes Jaunes
15-11	33,5 31	5,615 6,14	1,48 1,47	9,3 8,5	1,2 1,8	3,7	82	Vertes Jaunes
25-11	32 33 74	4,67 4,8 12,0	1,46 1,35 8,17	7,72 8,6 17,64	1,8 1,87 5,7	-3,1	94	Vertes Jaunes Mortes
20-4-24	20,5	1,33	0,97	4,7	0,81	9	59	Bourgeons
6-5	23	1,3	0,71	6,5	1,6	10,3	73	Feuilles vertes
14-5	21	1,42	0,71	5,3	0,97	22	71	»
21-5	22	1,95	0,45	4,8	0,9	19,9	75,5	»
2-6	24	2,04	0,57	5,1	1,09	14	85,9	»
24-6	24	2,34	0,91	5,18	1,26	17,9	67,4	»
7-7	24,5	2,3	1,12	4,81	0,7	17,8	69,7	»
25-4-25	21	1,69	1,08	6,11	1,19	8,1	70	»
1-5	22,5	1,86	1,10	6,47	0,80	6,4	79	»
7-5	22,5	1,84	1,01	6,40	0,87	12,3	57	»
18-5	24,5	1,92	0,97	5,73	1,00	19	69	»
11-6	24,5	3,33	1,11	5,37	1,01	23,6	50	»
22-6	26	3,66	1,24	5,65	1,01	18,1	44	»

TABLEAU VII. — *Rubus fruticosus* (Ronce)

Date de la cueillette	Poids sec 0/0 poids frais	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait 0/0 de poids frais	Cendres physiologi- ques	Tempéra- ture en degrés centigr.	0/0 vapeur d'eau atmosphé- rique	Provenance
15-12-22	36	4,72	1,98	12,19	2,616	4,1	96	Parc St-Maur
13-1-24	44	3,5	1,96	14,25	1,254	4,8	62	Bois des Granges
3-2	44,5	2,0	2,29	12,4	0,62	6,1	68	Forêt de Montargis
9-2	44	2,54	1,31	12,78	0,895	6,7	67	Bois de Boulogne
12-3	44	2,53	2,00	14,6	1,298	10,0	43	id.
3-3-25	40 30,5	3,45 1,91	1,89 1,33	11,23 8,22	1,631 2,12	5,1	Pluie 73	Etat des feuilles Vieilles feuilles Bourgeons
18-3	45 36,8	3,6 1,77	2,13 1,41	10,63 8,02	1,428 1,415	5,5	Neige 67	Vieilles feuilles Bourgeons
3-4	44,7 29,76	3,57 1,9	2,00 1,45	10,95 8,78	1,208 1,88	11,0	68	Vieilles feuilles Bourgeons
11-5	41,4 30	3,5 2,2	1,717 1,25	9,74 7,16	1,937 1,217	13	62	Vieilles feuilles Jeunes feuilles
29-5	35,7 25	3,42 1,64	2,26 1,5	10,5 8,1	1,75 1,51	15,4	59	Vieilles feuilles Jeunes feuilles

Date de la cueillette	Poids sec	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait du bouillon	Cendres physiologiques	Température en degrés centigr.	0/0 vapeur d'eau atmosphérique	Etat des feuilles
19-10-23	39,6	3,26	1,94	12,4	1,84	15,7	78	Vieilles
15-2-24	41	2,68	2,1	11,4	1,74	— 4,5	41	Vieilles
6-5	42 24	2,92 1,55	1,7 0,85	5,5 8,1	0,82 1,26	10,3	73	Vieilles Jeunes
21-5	40 23	2,83 1,3	1,59 0,85	10,8 12,5	2,08 1,38	19,97	75,5	Vieilles Jeunes
5-6	39 31	3,06 1,41	1,00 1,02	7,61 7,65	1,29 1,22	14,1	95	Vieilles Jeunes
24-6	44 41	3,18 2,03	2,45 1,53	10,2 6,92	2,11 1,88	17,9	67,4	Vieilles Jeunes
7-7	48,5 42,5	3,29 2,20	1,76 1,4	8,42 6,46	1,51 1,19	17,9	69,7	Vieilles Jeunes
16-7	44 39	3,14 2,6	1,53 0,85	5,81 3,8	1,45 1,04	20,5	69,7	Vieilles Jeunes
29-1-25	39	—	1,89	—	—	+ 0,85	—	Vieilles
14-3	44,5	3,595	1,46	7,3	1,257	0,6	92	Vieilles
3-4	44	3,115	1,38	6,56	1,02	10,2	72	Vieilles
25-4	44 20,0	3,38 2,0	1,19 1,51	6,19 9,66	1,41 1,58	8,1	70	Vieilles Jeunes
7-5	43 22,5	2,69 2,22	1,6 1,6	8,09 8,2	1,42 0,84	12,3	57	Vieilles Jeunes
18-5	38,5 23	3,907 2,14	1,68 1,34	4,45 7,9	0,425 1,71	19	69	Vieilles Jeunes
22-6	36 31	3,30 2,04	1,78 1,52	6,20 7,18	1,114 1,2276	18,1	44	Vieilles Jeunes

TABLEAU IX. — *Eponymus Europæus* (Fusain)

Date de la cueillette	Poids sec 00 poids frais	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait du bouillon 00 de poids frais	Cendres physiologi- ques	Tempé- rature en degrés centigr.	00 vapeur d'eau atmosphé- rique	Eat des feuilles
28-1-24	36	7,73	1,48	8,91	2,815	—	—	Vieilles
12-2	34	5,44	1,22	11,9	2,67	5,1	100	Vieilles
8-3	35 24	4,77 1,58	1,28 1,15	10,4 8,13	1,75 1,04	4,1	61	Vieilles Bourgeons
21-5	40 35	6,9 2,55	0,55 0,71	6,8 7,6	1,55 1,18	19,97	75,5	Vieilles Jeunes
5-6	34 33	6,75 2,88	1,02 0,91	10,57 6,77	2,157 0,905	14,1	95	Vieilles Jeunes
11-6	42 40	6,99 3,76	1,31 1,03	10,57 7,3	2,25 1,23	16,2	69	Vieilles Jeunes
1-7	40 43	8,01 4,92	1,34 1,0	9,9 5,45	2,5 0,856	16,8	67,8	Vieilles Jeunes
7-7	38,5 39	6,90 5,1	1,51 1,29	10,1 7,33	2,93 1,59	17,9	69,7	Vieilles Jeunes
16-7	41 37	6,81 4,08	1,66 1,32	10,16 8,4	3,38 2,01	20,52	69,7	Vieilles Jeunes

14-2-25	40,5	5,87	1,46	8,608	1,90	5,5	77	Viellies
21-2	36	7,21	0,85	4,805	1,19	0,1	99	Viellies Bourgeons
	20	1,21	1,11	7,573	0,704			
3-3	41,2	7,97	1,1	7,152	1,66	5,1	73	Viellies Bourgeons épanouis
	23,5	2,4	0,97	9,177	1,14			
14-3	39	5,64	1,61	9,421	2,25	0,6	92	Viellies Jeunes
	24	1,56	1,13	9,652	1,45			
18-3	41,5	7,13	1,6	9,435	1,78	5,5	67	Viellies Jeunes
	25	1,05	1,25	9,462	0,919			
3-4	41,5	8,37	1,4	7,167	1,855	10,2	72	Viellies Jeunes
	23,5	1,41	1,29	10,275	1,109			
25-4	40	6,34	1,46	6,6	1,73	8,1	70	Viellies Jeunes
	30	1,80	1,06	6,3	0,48			
7-5	44,5	9,10	1,12	4,98	1,12	12,3	57	Viellies Jeunes
	30,5	1,87	0,98	5,18	0,96			
18-5	41	6,09	1,09	4,7	0,83	19	69	Viellies Jeunes
	34	2,77	0,84	4,3	0,57			
11-6	40,8	4,71	1,73	8,49	1,44	23,6	50	Viellies Jeunes
	36,5	3,70	1,11	5,8	0,793			

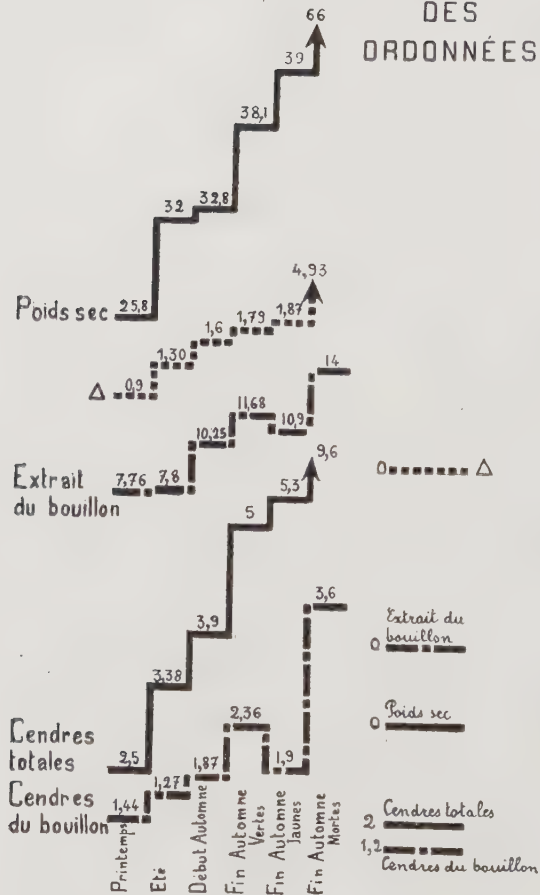
TABEAU X. — *Hedera Helix* (Lierre)

Date de la cueillette	Poids sec 0/0 poids frais	Cendres totales	Δ Calculé d'après le bouillon	Extrait du bouillon 0/0 de poids frais	Cendres physiologi- ques	Tempé- rature en degrés centigr.	0/0 vapeur d'eau, at- mosphé- rique	Etat des feuilles
12-10-23	32,9	2,88	1,32	11,466	1,19	15,1	78	Vieilles
19-10	37,45	4,55	1,55	13,65	0,98	15,7	78	Vieilles
24-10	34	3,91	1,32	12,19	1,13	14,0	75	Vieilles
15-12	33	3,49	1,68	14,5	0,95	4,1	93	Vieilles
28-1-24	36	3,4	1,64	12,7	1,05	0,0	96	Vieilles
3-2	36	2,1	1,64	10,0	0,83	6,1	68	Vieilles
6-5	41,5 25	3,64 1,94	1,05 0,96	12,2	0,83	10,3	73	Vieilles Jeunes
14-5	37 20	2,96 1,88	0,67 0,56	9,7 9,3	1,38 1,1	22	71	Vieilles Jeunes
2-6	34 27	3,34 2,43	0,77 0,81	11,6 10,24	1,47 1,5	14	85,9	Vieilles Jeunes
24-6	36 27	3,85 2,55	0,95 0,78	11,7 8,94	1,37 1,26	17,9	67,4	Vieilles Jeunes
1-7	33 30	3,19 3,19	0,94 1,17	9,5 7,7	0,83 0,85	16,8	67,8	Vieilles Jeunes

7-7	34 28	3,17 2,55	1,20 1,08	10,2 8,87	1,4 1,46	17,9	69,7	Vieilles Jeunes
16-7	35 30	3,91	1,44 1,20	10,97 9,0	1,73 1,7	20,52	69,7	Vieilles Jeunes
14-2-25	36,5	3,82	1,5	12,58	1,14	5,5	77	Vieilles
21-2	35 34	3,26 2,95	1,59 1,47	9,83 9,19	1,73 1,14	— 0,1	99	2 ans ou plus 1 an
18-3	39,5 39,5	3,69 2,78	1,76 1,93	13,34 14,34	1,22 1,30	5,5	68	2 ans ou plus 1 an
1-5	44,5 45 28,2	3,46 3,27 2,35	1,53 1,44 1,35	11,1 10,28 13,32	1,33 1,20 1,32	6,4	79	2 ans ou plus 1 an Jeunes
11-5	42 22	3,9 1,54	1,26 0,86	10,72 10,03	1,25 1,0	8,1	70	Vieilles Jeunes
29-5	38 21	3,61 1,35	1,05 0,91	10,03 8,47	1,16 0,60	15,4	59	Vieilles Jeunes
11-6	33,5 24,5	3,35 2,20	1,26 1,02	9,41 8,5	1,18 0,96	23,6	50	Vieilles Jeunes

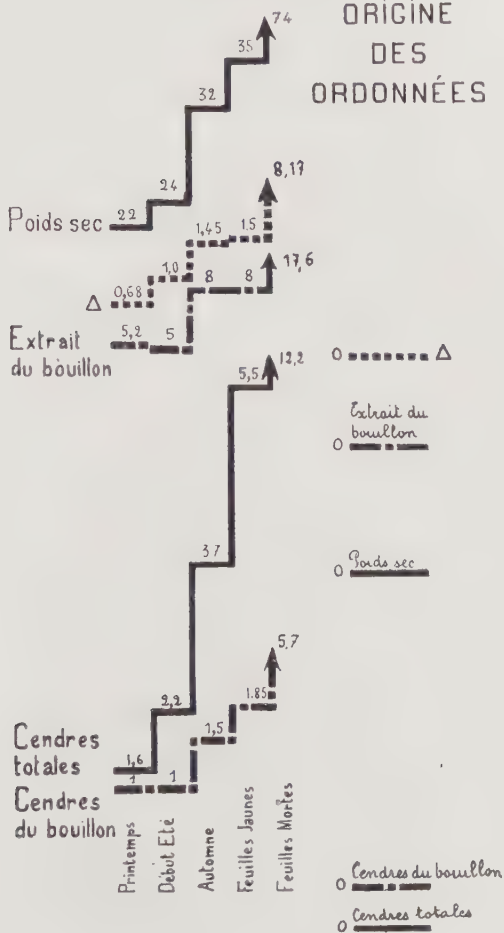
ORME

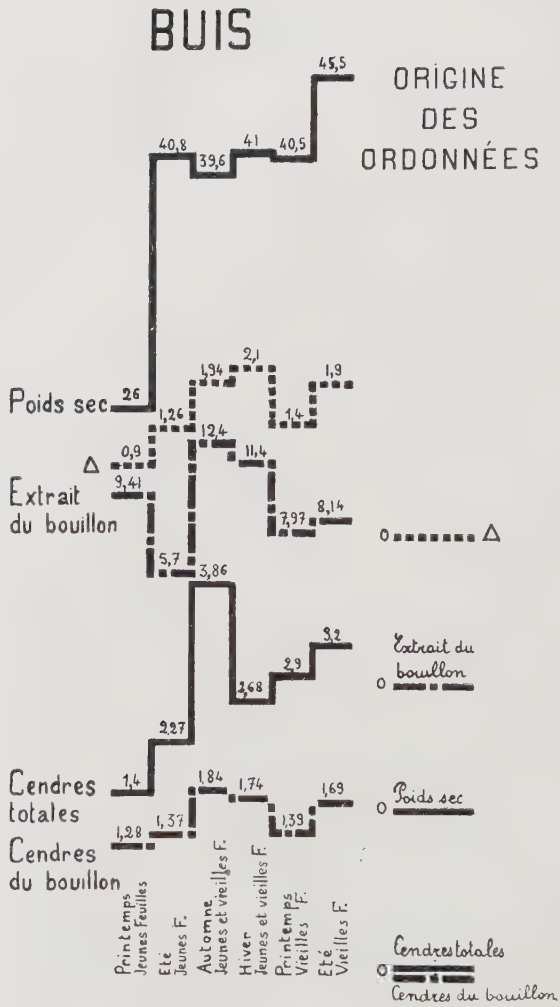
ORIGINE
DES
ORDONNÉES



SYCOMORE

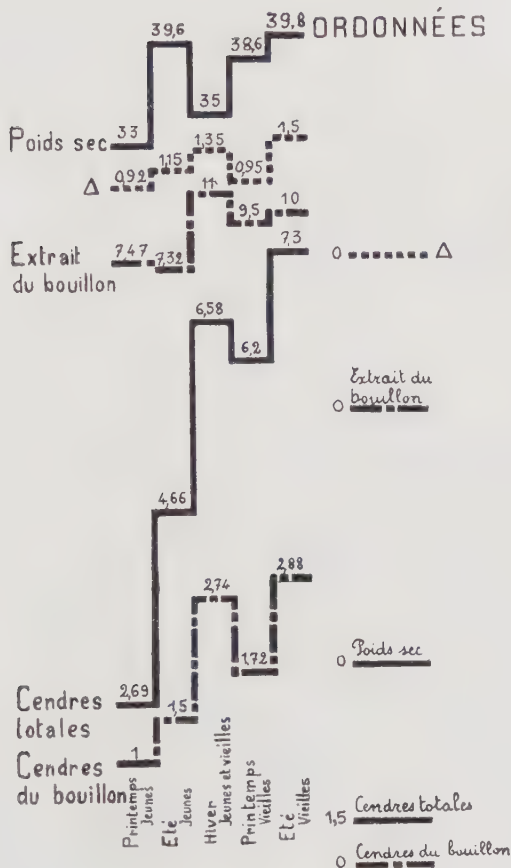
ORIGINE
DES
ORDONNÉES





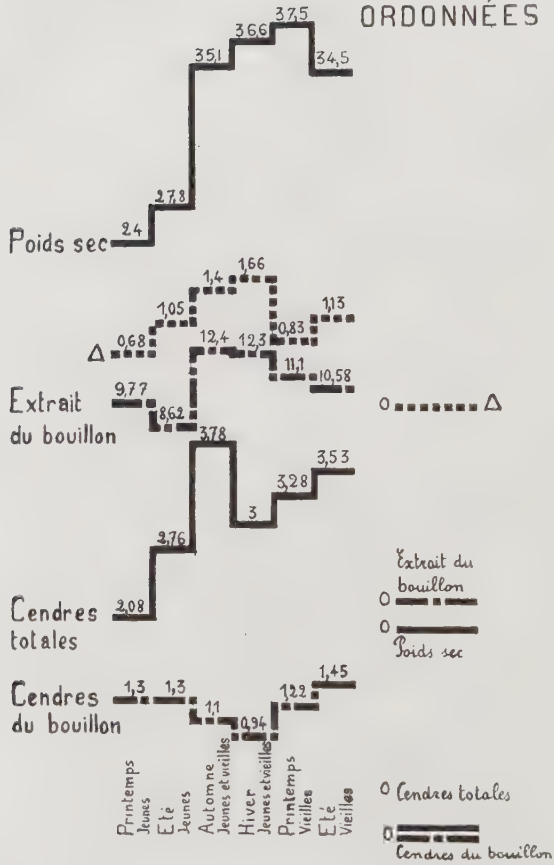
FUSAIN

ORIGINE
DES
ORDONNÉES



LIERRE

ORIGINE
DES
ORDONNÉES



PRINTEMPS

On sait que le printemps est caractérisé :

1° par l'éclosion des bourgeons, qui a lieu, en général, en avril et

2° par la croissance rapide des jeunes feuilles. Nous arrêtons cette période en mai quand les feuilles ont fini de croître : les résultats sont alors les mêmes qu'au début de l'été.

1° **Etude du bourgeon.** — *Variations du Δ .* — Pour les feuilles caduques comme pour les feuilles persistantes, le suc des bourgeons est relativement concentré, et cette concentration semble s'élever jusqu'à l'éclosion.

Par exemple, le Δ des bourgeons de ronce était successivement : 1,33, 1,41 et 1,45, le 3 mars, le 18 mars et le 3 avril 1925.

Poids sec. — Cette pression osmotique élevée correspond chez l'Orme, le Sycomore et le Fusain au 0/0 de poids sec le plus faible rencontré durant l'évolution de leurs feuilles. Les bourgeons de ronce ont également un poids sec peu élevé, toutefois le minimum de celui-ci s'observe, non pas sur les bourgeons, mais sur les très jeunes feuilles.

Donc s'il peut être question, pour les ronces, d'attribuer, en partie, la valeur du Δ des bourgeons à la petite quantité d'eau qu'ils contiennent, il n'est pas de même pour les autres plantes déjà citées. D'ailleurs, même pour les ronces, on ne peut établir de proportionnalité définie entre le poids sec du bourgeon et son Δ . Il faut donc chercher ailleurs la cause de ces fortes concentrations :

Variations de la matière organique et de la matière minérale solubles. — Nous remarquons que, pour l'Orme et le Sycomore, arbres à feuilles caduques, les quantités de matière organique et minérale solubles des bourgeons sont inférieures à celles trouvées dans les jeunes feuilles, tandis que pour le Fusain, le Lierre et la Ronce ces quantités sont le plus souvent supérieures ou tout au moins égales. Or les feuilles de Fusain et de Lierre sont persistantes, celles de Ronce sont semi-persistantes (car elles ne tombent pas tou-

tes à l'automne, certaines résistent à l'hiver et tombent au printemps suivant), tandis que celles d'Orme et de Sycomore sont caduques. Or si la quantité élevée de matière minérale et organique solubles observée chez les bourgeons des arbres à feuilles persistantes permet d'expliquer le Δ élevé de ceux-ci, on est conduit à admettre que le Δ élevé des bourgeons d'arbres à feuilles caduques (chez lesquels on ne retrouve pas d'accumulation *notable* de substance soluble) est dû à la prépondérance de corps de faible masse moléculaire.

2° Etude de la croissance des jeunes feuilles caduques et persistantes. — *Variations du Δ .* — Le deuxième stade du printemps, celui de croissance rapide des feuilles, est caractérisé par une diminution progressive du Δ . Nous retrouvons ce phénomène chez toutes les espèces étudiées tant pour les feuilles caduques que pour les feuilles persistantes en 1924 et en 1925. Les mesures sur les feuilles d'Orme en 1925 font seules exception, mais, peut-être avons-nous manqué les fortes concentrations du début en ne cueillant pas assez tôt les jeunes feuilles.

A quoi correspond cette diminution du Δ pendant la croissance des jeunes feuilles ? Elle n'est pas due à des pertes de substances solubles comme le montrent les variations de poids de matière organique et minérale solubles, mais à un accroissement de la masse des molécules. D'ailleurs ces polymérisations ne se retrouvent plus lorsque le Δ ne diminue pas (exemple les feuilles d'Orme en 1925). En effet, si on calcule le poids moléculaire moyen, on observe que celui-ci est maximum lorsque le Δ des jeunes feuilles est minimum. Ce minimum du Δ coïncidant généralement avec les premières fortes chaleurs ferait penser que l'assimilation chlorophyllienne est cause de ces changements moléculaires.

Pendant cette période, l'augmentation régulière du poids sec et de la matière minérale insoluble montre la formation des tissus de la jeune feuille. Les substances solubles ne diminuant pas notablement, nous en déduisons qu'elle puise les éléments nécessaires à son développement dans la sève. Il est intéressant de remarquer que la polymérisation qui

entraîne une diminution du Δ est compensée par un apport de substances solubles. Peut-être est-ce cette régulation du Δ qui permet à la jeune feuille riche en substances solubles de continuer à puiser dans la sève les éléments nécessaires à la croissance des tissus.

Variations printanières des feuilles persistantes âgées. — Pour les feuilles persistantes âgées, pendant cette même période des bourgeons et de la croissance des jeunes feuilles, nous avons pris indistinctement des feuilles d'un an et des feuilles plus âgées. Les déterminations que nous avons faites sur les deux sortes de feuilles à la même époque nous ont montré que la différence portait surtout sur les matières insolubles (poids sec et matière minérale insoluble étant légèrement plus élevés chez les feuilles plus âgées). Comme on ne distingue ces deux sortes de feuilles que pendant une période très courte et que leurs variations se produisent dans le même sens, il nous a semblé inutile d'étiqueter les feuilles pour connaître leur âge, nous avons cru suffisant de distinguer les feuilles de l'année de celles plus âgées. De même *Michel-Durand* (119) trouve qu'à partir de janvier les feuilles de même aspect ont sensiblement la même composition.

Le Δ des feuilles persistantes âgées qui avait été très élevé en hiver s'abaisse sensiblement pendant l'éclosion des bourgeons et cette diminution croît encore pendant le développement des jeunes feuilles. Nous retrouvons ce fait en 1924 et en 1925 sur toutes les feuilles persistantes que nous avons étudiées : le Fusain, le Buis et le Lierre.

Par contre le Δ des vieilles feuilles de Ronce, qui avait été également très élevé en hiver, continue encore à s'accroître sensiblement jusqu'à leur chute à la fin du printemps. Essayons d'interpréter ces faits. Les graphiques montrent que cette diminution du Δ des feuilles persistantes ne correspond pas à une diminution du poids sec : Pour le Buis la valeur moyenne du poids sec est la même que celle des échantillons récoltés en hiver ; pour le Lierre elle est légèrement plus élevée, pour le Fusain elle est considérablement accrue. Par contre les quantités de matières organiques et minérales solubles ont diminué de façon très notable pour ces trois arbustes. (La matière minérale solu-

ble fait exception chez le Lierre où elle reste sensiblement constante). Si la diminution de matière organique soluble peut, dans certains cas, être attribuée à une insolubilisation de substance (dans le cas où le poids sec augmente), dans les autres cas elle doit correspondre à un départ de matière organique soluble.

L'insolubilisation est sans doute une conséquence de l'activité chlorophyllienne, comme l'était la polymérisation des molécules pour les feuilles caduques. Mais on est amené à penser que la perte de substance organique soluble provient d'une migration vers d'autres parties de la plante, probablement vers les jeunes feuilles alors en pleine croissance.

Quant à la diminution de matière minérale soluble elle serait due entièrement à des phénomènes de migration puisque les substances minérales insolubles restent stationnaires. *Les vieilles feuilles joueraient donc le rôle d'organe de réserve.* Ce rôle nous donnerait une explication possible de la différence de comportement que nous avons constatée entre les bourgeons d'arbres à feuilles caduques et ceux d'arbres à feuilles persistantes: la forte pression osmotique étant due chez les premiers à la prépondérance de corps à petites molécules tandis que chez les autres elle correspond à une accumulation de substances solubles. Cette accumulation se serait faite aux dépens des vieilles feuilles. Il semble donc bien établi que la mise en route de la croissance est liée à une forte pression osmotique. Il est intéressant de remarquer que chez les arbres à feuilles caduques l'absence de feuilles anciennes susceptibles de céder aux bourgeons des substances solubles nécessite la mise en œuvre d'un autre mécanisme destiné à produire chez ce dernier la pression osmotique élevée dont la croissance semblerait dépendre.

Ce mécanisme ne peut-être qu'une sorte de dépolymérisation, de « cracking » de certains corps ayant pour conséquence l'abaissement du poids moléculaire moyen du milieu, c'est-à-dire l'augmentation de la pression osmotique.

Les feuilles de Ronce âgées dont le Δ continue à croître au printemps ont un 0/0 de poids sec qui diminue plutôt. La chute de ces feuilles n'est donc pas précédée de dessicca-

tion progressive, comme nous l'avons constaté lors de la chute automnale chez toutes les feuilles que nous avons étudiées : Orme, Sycomore, Noyer, Acacia.

Cette diminution du 0/0 de poids sec n'est pas due, semble-t-il, à une absorption d'eau, mais à une perte de matière *organique* soluble. En effet, la diminution du poids sec correspond exactement à la diminution de matière *organique* soluble. Par contre, la matière *minérale* soluble augmente et c'est elle qui est cause de l'accroissement du Δ . La perte de matière *organique* soluble peut-être due soit à une migration, soit à une lixivation par les eaux de pluie, soit aux deux : nos mesures ne permettent pas de le distinguer. Quant à l'accumulation de substance minérale soluble, nous la retrouverons chez certaines espèces lors de notre étude de la chute automnale des feuilles.

Les feuilles persistantes âgées voient donc leur Δ diminuer et les feuilles de Ronce, tombant à la fin du printemps, voient le leur croître. Ceci nous semble un fait particulièrement intéressant, relié sans doute à la recrudescence des différentes activités chez les feuilles persistantes et à un *statu quo* de ces activités chez les feuilles de Ronce.

ETAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES

Les travaux de différents auteurs sur les variations printanières apportent certaines confirmations à nos résultats, et vont nous permettre d'étayer quelques interprétations.

Le bourgeon a fait l'objet d'un grand nombre de recherches.

Fernald (53) a expérimenté sur les yeux de la pomme de terre. Il a trouvé que ceux qui germaient aux dépens des autres possédaient toujours un Δ plus élevé. Lorsqu'il n'y a pas de différence de Δ la végétation se répartit un peu partout. De plus le germe possède toujours le Δ le plus élevé de la plante. Il a constaté également une diminution du Δ pendant le développement du germe.

Lutman (103) retrouve ces résultats également sur les tubercules de pomme de terre en voie de germination. Les yeux ont un Δ supérieur au tubercule sur lesquels ils se

trouvent et les toutes jeunes feuilles un Δ supérieur à celui de la tige. Mais, dès que ces feuilles ont terminé leur croissance, le sens de l'inégalité est inversé. *Lutman* en conclut que la supériorité du Δ est une condition nécessaire « pour la naissance d'une nouvelle pousse », mais que dès que celle-ci a commencé le Δ n'a plus besoin de se maintenir supérieur, il diminue chez les pousses et chez les jeunes feuilles, conformément à ce que nous avons observé.

Loeb (101) fait remarquer que tous les bourgeons sont en général susceptibles de pousser, mais que le premier bourgeon qui a commencé à pousser inhibe les autres uniquement par le fait qu'il attire vers lui toutes les substances de réserve. Selon l'expression de *Loeb* ce n'est qu'une question de « non availability ». En effet, si, sur un tubercule de pomme de terre, on sépare les différents yeux et qu'on les place dans des conditions identiques, ils pousseront tous. Il ajoute que l'assimilation influence le développement du bourgeon puisque celui-ci est très ralenti par l'obscurité.

Donc le fait que le départ d'une nouvelle pousse est conditionné par un excès de pression osmotique sur les milieux voisins nous paraît établi.

Nous avons vu que cet excès de pression osmotique était dû chez les bourgeons de feuilles caduques à un faible poids moléculaire moyen. Peut-être s'agit-il dans ce cas du phénomène nommé *anatonose* par *Errera*, à savoir : pression osmotique accrue par décomposition des molécules.

Chez les bourgeons de feuilles persistantes le Δ élevé est dû à une plus grande quantité de substance dissoute.

Cette accumulation n'a pu à cette période se faire qu'aux dépens du reste de la plante dont toutefois les milieux intérieurs sont bien moins concentrés.

Or, dans les deux cas, il faut un travail pour établir cet excès de pression et ensuite pour le maintenir en dépit des lois de l'osmose. Il faut une dépense d'énergie pour que ces organes continuent à puiser des éléments dans des milieux beaucoup moins concentrés. *Lapicque* (96) a donné le nom d'*épictèse* à ce phénomène de régulation de l'excès de la pression osmotique. Il a notamment montré qu'il suffisait d'une petite partie de l'énergie dégagée par les combustions respiratoires pour permettre à l'*Ectocarpus* de reconstituer

un excès de pression osmotique lorsqu'on augmente la concentration du milieu extérieur.

Chez les algues *Lapicque* attribue à la différence de P_H entre le milieu extérieur généralement alcalin (eau de mer ou eau douce) et le suc vacuolaire généralement acide le transport des ions de l'extérieur vers la cellule.

Le protoplasma est continuellement brassé comme le montre l'examen au microscope ; pendant ce brassage les particules du « gliode » sont tantôt sur la couche limite du milieu extérieur, tantôt sur celle de la vacuole. On sait que les différences de P_H changent le degré d'imbibition des colloïdes qui se gonflent en milieu alcalin et se rétractent en milieu acide. Les particules du gliode protoplasmique pourront donc alternativement s'imbiber dans le milieu extérieur et se contracter vers la vacuole effectuant ainsi un transport d'éléments solubles du milieu le moins concentré (ici : eau de mer ou eau douce) vers le milieu le plus concentré (la cellule). Il suffirait d'un mécanisme maintenant cette acidité pour rendre possible ce transport. Cette acidité provient peut-être des combustions incomplètes.

Les variations de P_H pendant la période de croissance des feuilles ont été étudiées par différents auteurs : *Gail* et *Cone* (59) ont trouvé que le P_H des jeunes aiguilles de pin était plus élevé pendant la période de croissance : 3,6 à 3,7, que pendant la vie ralentie hibernale : 3,3 (tout en restant très acide).

Or pendant cette même période nous avons trouvé que le Δ diminuait. De même *Reed* (139), dans son étude « Growth and sap concentration », conclut qu'aux périodes de fortes poussées correspondent les Δ les plus faibles et inversement. *Chandler* (19) avait également remarqué que les feuilles d'arbres à croissance rapide possédaient de plus faibles concentrations et que la taille des arbres en activant la croissance diminuait le Δ .

Korstian (93), dans l'interprétation de ses résultats, associe également les Δ faibles avec les périodes de rapide croissance. Il y a peut-être un lien entre l'augmentation du P_H d'une part et la diminution de la concentration d'autre part. Toutefois le P_H ne doit pas être le seul facteur en cause dans la diminution de Δ observé. L'utilisation par les feuilles

des éléments solubles pour la formation des tissus garde son importance.

Lewis, Merriam et *Moran* (99) relient les variations du PH aux variations des sucres solubles : le PH croissant lorsque la quantité de sucres solubles diminue et inversement. Or, *Meyer* (118) a trouvé que chez les aiguilles de pin les sucres solubles diminuaient au printemps. *Lewis, Merriam* et *Moran* (99) attribuent à ce phénomène l'accroissement du PH. D'ailleurs cette diminution des sucres solubles au printemps concorde avec notre observation d'une quantité réduite de matière organique soluble au printemps.

Les résultats de *Reed* (139) pour les variations de PH sont différents : il trouve que l'acidité des orangers et des citronniers est légèrement accrue pendant les périodes de croissance rapide. Mais ses valeurs de PH sont aussi bien différentes ($\text{PH} = 5-6$).

L'hypothèse d'un point isoélectrique du protoplasma formulée par *Robbins* (140-141) nous permettrait de donner une explication pour cette différence de variation du PH. Or les expériences d'*Osterhout* (131-132) ont établi que la conductivité électrique des Laminaires augmente avec les alcalis tandis que les acides provoquent une chute rapide suivie d'une augmentation. Il semblerait donc qu'un point isoélectrique correspond à cette conductivité minima.

Robbins (140) a trouvé des résultats analogues sur l'absorption de l'eau et des colorants acides par les tubercules de pomme de terre. En outre, il trouve la même courbe d'absorption d'eau pour la germination des graines que pour la croissance des plantes. L'examen de ces courbes nous révèle le même point isoélectrique que celui qu'il obtient d'autre part par la méthode des colorants de *Loeb*. Il en conclut à l'existence du point isoélectrique ou plutôt à une résultante de différents points isoélectriques.

Si donc nous admettons l'existence du point isoélectrique il suffit de supposer que les valeurs de PH trouvées par *Gail* et *Cone* (59) et celles trouvées par *Reed* (139) sont de part et d'autre du point isoélectrique de leur protoplasma respectif pour comprendre le sens inverse des variations du PH avec la croissance (cette hypothèse est d'autant plus justifiable que les valeurs de PH trouvées par ces auteurs sont si différentes).

Une augmentation de P_H d'un côté du point isoélectrique produirait les mêmes variations qu'une diminution de l'autre côté. Ainsi les variations d'absorption d'eau, phénomène d'intérêt primordial dans la vie des feuilles, seraient différentes suivant que l'on se trouve d'un côté ou de l'autre du point isoélectrique. De même les variations inverses de P_H pourraient avoir un effet semblable sur la concentration.

Nous avons vu que le bourgeon en voie d'épanouissement possède un excès de pression osmotique vis-à-vis des autres parties de la plante. Nous pensons que ce phénomène peut être considéré comme un des nombreux cas d'*épictèse* signalés par *Lapicque*. Il est intéressant de le rapprocher du fait trouvé par *Mac Dougal* et *Cannon* (105), puis par *Harris* et *Lawrence* (75), et confirmé plus tard par *Korstian* (93), à savoir que les parasites ont une concentration plus élevée que les plantes sur lesquelles ils puisent leur nourriture. *Smith* retrouve ce même résultat pour les galles. En effet, si les lois de l'osmose expliquent la prise d'eau au dépens des parties moins concentrées, elles ne peuvent expliquer la prise d'éléments solubles.

Cette analogie de comportement du bourgeon s'épanouissant et du parasite permet peut-être d'étendre au bourgeon en vie active la théorie qui assimile déjà l'embryon et le fruit à des parasites.

Le bourgeon s'épanouirait-il sous l'impulsion d'une variation du Δ tout comme *J. Loeb* a provoqué la fécondation artificielle par un changement de concentration du milieu extérieur ?

Ces comparaisons sont peut-être très hardies, aussi ne les donnons-nous que sous toute réserve. Ainsi *Harvey* (87) a montré que les résultats de *Smith* sur les galles étaient dus à une imperfection de méthode. En effet, *Smith* extrayait les jus de plante sans traitement préalable. *Harvey*, dans les mêmes conditions, retrouve l'excès de pression osmotique des galles, mais, lorsqu'il opère correctement, il obtient le même Δ pour les galles et pour les feuilles sur lesquelles elles poussent. Selon lui, les tumeurs causées par le froid ou par des bacilles ont également le même Δ que les tissus sains mais leur concentration en ion

hydrogène est toujours inférieure à celle des tissus normaux. C'est à cette diminution d'acidité qu'*Harvey* attribue la plus grande rapidité de croissance.

Mais comme nous le disions plus haut, si le PH intervient dans les variations du Δ il n'en est pas moins vrai que celui-ci est relié avant tout aux phénomènes de croissance et de nutrition. Il est intéressant de rapprocher nos résultats de ceux de *Combes* et *Piney* (31) sur la protéolyse et la protéogénèse chez le Hêtre. Ces auteurs trouvent que le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble est minimum en mars avant l'éclosion des bourgeons. Ce minimum se retrouve aussi bien pour les bourgeons que pour les tiges et les racines et correspond à une accumulation d'azote soluble. Or, à cette même époque, nous avons trouvé de fortes concentrations dans les bourgeons.

En outre, si nous nous rapportons aux analyses de ces auteurs en hiver, nous voyons que deux mois avant que nous puissions observer la reprise de vie active, la protéolyse est intense dans les tiges et les racines de ces mêmes arbres et se poursuit jusqu'en mai, c'est-à-dire bien après l'éclosion des bourgeons.

Cet azote soluble des tiges et des racines est utilisé d'abord par les bourgeons, ensuite par les jeunes feuilles. Chez celles-ci, au contraire, la protéogénèse est intense dès l'éclosion des bourgeons et continue pendant la période de croissance de ces organes. Ce résultat est en parfait accord avec la diminution de concentration que nous avons observée pendant la croissance des jeunes feuilles.

En un mot, on pouvait prévoir qu'à une formation d'azote soluble résultant de la protéolyse correspondrait un Δ accru ; et inversement à une protéogénèse intense un Δ diminué. Ceci est vérifié par le parallélisme entre les résultats de *Combes* et *Piney* (31) et les nôtres.

Les analyses de *Michel-Durand* (119) nous donnent les mêmes confirmations quant aux variations des sucres solubles des feuilles persistantes. Alors que ceux-ci étaient très abondants en hiver dans les feuilles de lierre ils diminuent de façon considérable au printemps pendant l'apparition des bourgeons et la croissance des jeunes feuilles. Cette diminution est progressive chez les vieilles feuilles, de sorte qu'en juin les jeunes feuilles de lierre contiennent pres-

qu'autant de sucres que les vieilles. Mais leurs sucres se présentent sous des formes plus directement assimilables. Or nous avons noté parallèlement à ces variations le maximum du Δ en hiver et sa diminution au printemps. De même, alors que *Michel Durand* trouve qu'en juin les jeunes feuilles étaient presque aussi riches en sucres que les vieilles, nous enregistrons des valeurs de concentration très voisines pour ces deux sortes de feuilles en mai et juin.

Enfin les variations des substances minérales récemment étudiées par *R. Echevin* (52) s'accordent également avec nos résultats. Celui-ci trouve que le phosphore est en quantité maxima dans les bourgeons en voie d'épanouissement, puis diminue ensuite jusqu'à la chute. Parallèlement nous relevons une augmentation de Δ jusqu'à l'épanouissement du bourgeon, puis une diminution chez les jeunes feuilles.

L'augmentation s'est faite au dépens de la tige qui au moment de l'éclosion des bourgeons a perdu la moitié du phosphore qu'elle contenait. Cet élément semble jouer un rôle important dans la multiplication cellulaire. Le soufre émigre également de la racine et de la tige vers les jeunes feuilles, mais beaucoup moins activement ; par contre, cet élément ne diminue pas chez les jeunes feuilles.

Toutefois il ne faut attacher à la confirmation apportée à nos résultats par les analyses de matière minérale qu'une valeur toute relative. En effet, comme nous le verrons plus loin, les variations du Δ dépendent avant tout des variations de la matière organique.

En résumé, nos expériences indiquent une forte concentration du bourgeon en voie d'épanouissement et une diminution de cette concentration pendant la période de croissance. De plus, nous avons trouvé que les feuilles âgées des arbres à feuilles persistantes étaient sujettes à la même diminution de concentration. Ce dernier phénomène est encore plus accentué, ces feuilles ayant de très fortes concentrations en hiver. A notre connaissance, ce phénomène n'avait pas encore été signalé, non plus d'ailleurs que le comportement différent des feuilles de ronce dont la concentration élevée en hiver, comme chez les autres feuilles persistantes, continue à croître au printemps, au rebours de ces dernières dont la concentration alors décroît. Or, tandis que la vie active des unes se poursuit, les autres sont près de leur chute.

ÉTÉ

Variations du Δ . — Le phénomène caractéristique que nous avons observé est la continuation de l'augmentation du Δ qui se faisait déjà sentir à la fin du printemps.

Cette augmentation est générale : elle se retrouve aussi bien pour les feuilles caduques que pour les feuilles persistantes, quel que soit l'âge de celles-ci.

Facteurs influant sur le Δ . — 1° *Poids sec.* — Cette augmentation du Δ est accompagnée chez toutes les feuilles par un accroissement du poids sec. Accroissement considérable chez les jeunes feuilles caduques et persistantes, mais beaucoup moins sensible chez les feuilles persistantes âgées. Il est même négatif pour les vieilles feuilles de lierre.

2° *Matière minérale soluble.* — La matière minérale soluble croît légèrement chez les feuilles persistantes âgées, tandis qu'elle reste stationnaire chez les feuilles nouvelles des espèces caduques et persistantes. Par contre, la matière minérale insoluble subit les variations inverses : stationnaire chez les feuilles persistantes âgées, elle croît considérablement chez toutes les jeunes feuilles caduques et persistantes.

3° *Matière organique soluble.* — Celle-ci décroît pendant l'été ou, tout au moins, reste stationnaire. Nous n'avons relevé qu'une augmentation pour les feuilles de fusain âgées et encore celle-ci est peu sensible.

Interprétation des résultats. — Il ressort de ces résultats que l'accroissement du Δ ne provient pas d'accumulation de substances solubles puisque celles-ci diminuent plutôt. Il provient, en partie tout au moins, de l'augmentation de la concentration, c'est-à-dire de la diminution de la quantité d'eau contenue dans les feuilles, ainsi que le montre la substance sèche dont le poids augmente. Mais le calcul du poids moléculaire moyen montre que ce facteur n'intervient pas seul. En effet, nous avons constaté une diminution de poids moléculaire moyen en été chez toutes les feuilles ci-dessus mentionnées. Les substances dissoutes

comportent plus de corps à petites molécules qu'au printemps.

Or nous avons vu que pendant cette saison le poids sec et la matière minérale insoluble augmentent chez toutes les jeunes feuilles tandis que chez les feuilles persistantes âgées le poids sec n'augmentait que légèrement et la matière minérale insoluble restait stationnaire. Les jeunes feuilles continuent donc au début de l'été le développement de leurs différents tissus, comme en témoignent les insolubilisations, tandis que ce phénomène ne se retrouve pas chez les feuilles âgées. Donc si le développement des jeunes feuilles se fait aux dépens des liquides cellulaires pour la matière minérale, ceux-ci puisent des éléments minéraux dans la sève puisqu'ils ne s'appauvrissent pas en sels.

Mais la sève amène également des éléments minéraux aux feuilles persistantes âgées qui les gardent à l'état soluble. En effet, les poids de matière minérale insoluble de ces feuilles sont stationnaires, tandis que leurs liquides cellulaires s'enrichissent plutôt en matière minérale soluble. Quant à l'augmentation de matière organique insoluble, elle n'est due que pour une petite partie à la légère diminution de matière organique soluble ; nous pensons pouvoir attribuer la plus grande part aux produits insolubles (tel que l'amidon) de l'assimilation chlorophyllienne. Cette fonction semble beaucoup moins active chez les feuilles persistantes âgées si on en juge par la formation d'éléments organiques insolubles.

Nous pouvons, sans aucun doute, relier l'augmentation du Δ à un phénomène naturel : à la transpiration, comme en témoigne la diminution de la quantité d'eau contenue dans les feuilles. Ce phénomène est beaucoup plus actif chez les jeunes feuilles que chez les feuilles persistantes âgées. En effet, ces dernières ont épaissi leur cuticule et sont recouvertes d'une couche de cire qui les protège contre la transpiration.

Quant à l'augmentation du Δ due à la prépondérance de composés organiques à petites molécules, nous ne savons pas exactement à quel processus l'attribuer. Les faits connus relient bien l'augmentation estivale du Δ avec l'assimilation chlorophyllienne, mais sans grande précision.

Atkins (9), *Chandler* (19) et d'autres ont montré que le Δ des feuilles augmentait lorsque celles-ci étaient exposées au soleil. Récemment (1928) *Halma* et *Haas* (72) ont trouvé que cette augmentation était plus forte chez les feuilles de citronnier que chez les feuilles d'oranger. Or, les premières contiennent plus de tissu en palissade où la photosynthèse est plus active. Comme d'autre part la matière minérale ne change pas, que les feuilles soient à l'ombre ou au soleil, ils en concluent que l'augmentation du Δ provient de la photosynthèse.

Korstian (93) attribue l'augmentation du Δ en été à la sécheresse du sol et à la transpiration.

Blum (13), étudiant les variations diurnes du Δ , observe que celui-ci est minimum avant le lever du soleil et maximum au début de l'après-midi. *Sprecher* (152) observe le même phénomène sur les feuilles de Tabac, mais alors que le Δ est plus fort à midi que le soir, l'extrait sec au contraire est plus considérable le soir. Il en conclut que l'assimilation augmente le résidu sec sans augmenter le Δ en agrandissant la molécule. Il remarque, d'autre part, que le Δ des feuilles panachées est inférieur au Δ des feuilles vertes, quoique le rapport des cendres soit inverse.

Kandja (92 bis) relie le maximum du Δ à midi avec le maximum de la transpiration.

Mer (116) avait remarqué que les aiguilles de Conifère contenaient le plus d'amidon en avril-mai ; que cette quantité diminuait en été et semblait indépendante de l'éclairage ; de plus, les jeunes feuilles en contenaient plus que les vieilles. *Mer* en conclut que l'amylogénèse, très variable suivant les époques de l'année, n'est pas en rapport direct avec les conditions climatiques qui la favorisent, il y a là un phénomène de périodicité interne non déterminé.

Les résultats de *Combes* et de *Piney* (32) sur l'azote soluble et ceux de *Michel-Durand* (119) sur les sucres solubles indiquent une diminution de ces substances au cours de l'été (tout au moins jusqu'en août pour l'azote). Or, à cette même époque, nous avons trouvé des augmentations de Δ accompagnées de diminution de matière organique soluble. Cette diminution globale se retrouve dans les analyses de ces auteurs et leurs chiffres confirment notre hypothèse

d'une dépolymérisation, car nous avons trouvé par ailleurs que la substance minérale est stationnaire ; et c'est cette dépolymérisation qui se manifeste par une pression osmotique accrue.

Tous ces résultats ne nous apportent qu'une confirmation, c'est que le Δ des feuilles s'élève en été, mais ne nous explique pas l'abaissement du poids moléculaire moyen. Il y a là un mécanisme relié sans doute à l'assimilation chlorophyllienne, mais que nous ne pouvons préciser.

AUTOMNE

Nous allons étudier séparément les feuilles caduques et les feuilles persistantes, les phénomènes observés chez ces deux sortes de feuilles étant très différents.

FEUILLES PERSISTANTES

Variations du Δ . — En automne nous avons cessé de séparer les feuilles persistantes selon leur âge. Nous avons cueilli indistinctement des feuilles de l'année ou des feuilles plus âgées. Le Δ de ces feuilles continue toujours à croître ; cet accroissement est notable si on compare ces feuilles d'âges divers avec les jeunes feuilles cueillies au début de l'été, mais il est presque négligeable si la comparaison est faite avec les feuilles âgées récoltées également au début de l'été.

Facteurs influant sur le Δ . — *a) Poids sec.* — Celui-ci est pour le Buis en diminution : légère sur celui observé en été chez les jeunes feuilles, notable sur celui que présentent les feuilles âgées. Chez le Lierre, au contraire, il y a augmentation si on compare ces récoltes avec des jeunes feuilles de l'été, mais celle-ci est beaucoup moins sensible si on les rapproche des feuilles âgées.

b) Matière minérale soluble. — Celle-ci décroît légèrement pour les feuilles de lierre aussi bien par rapport aux jeunes feuilles que par rapport aux feuilles âgées du début de l'été. La variation est inverse pour les feuilles de buis. Par contre, chez le Lierre les cendres insolubles automnales sont en plus grande quantité que celles provenant des feuilles du début de l'été quel que soit l'âge de celles-ci. L'accroissement est moins accentué chez les feuilles de Buis et il est nul lorsqu'on compare les cueillettes d'automne avec les feuilles âgées cueillies en été. Toutefois les cendres totales atteignent leur maximum à l'automne aussi bien chez le Buis que chez le Lierre. Ce maximum est valable pour toutes les saisons quel que soit l'âge des feuilles considérées. Ce résultat est intéressant car nous le retrouverons

chez les feuilles caduques où il est souvent contesté comme nous le verrons plus loin.

Matière organique soluble. — Celle-ci croît considérablement à l'automne, et c'est là le phénomène caractéristique des feuilles persistantes en cette saison car il se retrouve aussi bien chez le Lierre que chez le Buis, que la comparaison soit faite avec les jeunes feuilles ou les feuilles âgées de l'été. Ainsi pour le Buis les poids de matière organique soluble 0/0 de poids frais mesurés en été passent de 4,33 pour les jeunes feuilles et de 6,45 pour les feuilles âgées à 10 gr. 56 en automne. Ces résultats sont confirmés par les analyses de Michel-Durand (119), sur les feuilles de Lierre et de Laurier-cerise. Cet auteur trouve alors une augmentation considérable d'hydrates de carbone solubles provenant de l'activité persistante de la synthèse chlorophyllienne.

Interprétation des résultats. --- Il ressort de ces résultats que l'augmentation du Δ observée entre les jeunes feuilles de l'été et les feuilles d'âges divers récoltées à l'automne est due avant tout à l'accumulation de matière organique soluble. L'accroissement du Δ est plus considérable chez le Buis que chez le Lierre bien que le 0/0 de poids sec des feuilles de Buis diminue. Mais alors chez celles-ci la matière minérale soluble augmente également tandis qu'elle est moindre chez le Lierre. De plus, le calcul du poids moléculaire moyen montre un accroissement de celui-ci, ce qui confirme l'accumulation de matière organique soluble.

L'augmentation du Δ ne se retrouve plus lorsqu'on compare les feuilles d'automne avec les feuilles âgées récoltées en été et cependant il y a toujours augmentation du poids de matière organique soluble alors que les autres facteurs restent sensiblement constants. Il faut donc en conclure une augmentation du poids moléculaire moyen. Ce qu'on vérifie d'ailleurs par le calcul. Nous retrouvons ici le même résultat que *Sprecher* (152) qui conclut de son étude des variations diurnes que l'assimilation chlorophyllienne « augmente le résidu sec sans augmenter le Δ en agrandissant la molécule ». Le résultat global de l'assimilation serait donc le même à la fin de la période de vie active des feuilles qu'il l'est à la fin de la journée.

FEUILLES CADUQUES

Pour étudier les feuilles caduques nous sommes obligés de considérer deux périodes : le début de l'automne et l'époque de la chute des feuilles.

DEBUT DE L'AUTOMNE

Variations du Δ . — Celui-ci atteint son maximum à l'automne. Cet accroissement du Δ correspond pour les feuilles de sycomore au maximum du poids sec tandis que pour les feuilles d'orme nous retrouvons à l'automne le même poids sec qu'au début de l'été. Dans les deux cas la matière organique soluble, comme chez les feuilles persistantes, est considérablement accrue. Il en est de même de la matière minérale soluble. Quant à la matière minérale insoluble elle augmente encore chez les feuilles de sycomore alors que les feuilles d'orme du début de l'automne en ont la même quantité qu'en été.

Les feuilles caduques sont donc riches en substances solubles au début de l'automne, c'est-à-dire avant leur chute. La différence entre les feuilles de sycomore et d'orme est due à une différence de maturité tout au moins dans le cas particulier de nos recherches. Les feuilles d'orme avaient terminé le stade de polymérisation dès le mois de juillet, aussi retrouve-t-on les mêmes valeurs pour le poids sec et la matière minérale insoluble au début de l'automne qu'au début de l'été. Par contre, les feuilles de sycomore n'avaient probablement pas terminé l'élaboration de leurs tissus, c'est sans doute pourquoi leur poids sec et leur poids de matière minérale insoluble sont plus élevés au début de l'automne qu'au début de l'été.

CHUTE DES FEUILLES

On sait que la chute des feuilles est précédée par un changement de couleur : jaunissement pour les espèces considérées. Pendant cette période nous avons étudié séparément les feuilles vertes, les feuilles jaunes et les feuilles mortes. Discutons d'abord les variations comme nous

l'avons toujours fait jusqu'ici, c'est-à-dire en ramenant les mesures à 100 gr. de poids frais.

On constate que le Δ des feuilles vertes continue à croître pendant l'automne, que celui des feuilles jaunes croît également et qu'il est en général très supérieur à celui des feuilles vertes à la même date. Quant aux feuilles mortes on remarque que leur Δ calculé de la façon habituelle atteint des valeurs extraordinairement élevées (ex. 8,17 pour le Sycomore). Il est évident qu'un tel Δ n'a plus de signification. En effet, d'une part les cellules sont détruites et d'autre part la petite quantité d'eau contenue dans les feuilles mortes laisse supposer la présence de substances cristallisées. Considérons donc seulement les feuilles vertes et jaunes : on remarque qu'en même temps que le Δ augmente, les autres facteurs font de même : le poids sec croît considérablement ainsi que la matière organique et minérale soluble et insoluble. Il en est de même pour les feuilles jaunes où les matières organiques et minérales insolubles croissent un peu plus que chez les feuilles vertes aux mêmes dates tandis que les matières solubles sont les mêmes que chez les feuilles vertes. Les feuilles d'orme jaunes en contiennent même moins que les feuilles vertes.

L'augmentation de tous les facteurs prend des proportions énormes chez les feuilles mortes. La chute des feuilles est donc précédée d'une forte déshydratation qui masque les autres phénomènes. Afin de nous rendre compte des autres variations nous avons volontairement éliminé le phénomène de déshydratation. Pour cela, nous avons ramené les mesures faites sur les feuilles vertes, jaunes et mortes au même poids sec que les feuilles vertes de la même espèce au début de l'automne.

ÉTUDES DES VARIATIONS AUTOMNALES D'APRÈS LES MESURES RAPPORTÉES AU MÊME POIDS SEC

Variations du Δ . — Dans ce cas le Δ diminue légèrement jusqu'à la chute, mais nous ne pouvons dire si cette diminution accompagne le changement de couleur. Alors que la moyenne du Δ des feuilles vertes de sycomore est à l'au-

tomne de 1,45, celle des feuilles jaunes aux mêmes dates, calculée pour le même poids sec, est de 1,37. Ce résultat concorde avec celui de *Korstian* (93) qui trouve pour *Populus Tremuloïdes* :

Δ Feuilles vertes : 1,83 Feuilles jaunes : 1,39
pour *Acer Grandidentatum* :
Δ Feuilles vertes : 1,52 Feuilles jaunes : 1,44
et pour *Prunus melanocarpa* :
Δ 1,75 pour les feuilles vertes et
Δ 1,28 pour les feuilles jaunes et rouges,

mais *Korstian* (93) n'indique pas comment il a fait ces mesures. Or, nos résultats sur l'Orme confirment toujours une très légère diminution du Δ, mais celle-ci ne semble pas liée au changement de couleur. En effet, le Δ des feuilles vertes au début de l'automne est de 1,6, celui des feuilles vertes à la fin de l'automne est de 1,54 et celui des feuilles jaunes 1,58. Donc, s'il y a diminution, elle est très petite et celle-ci ne semble pas associée au changement de couleur.

Par contre, les variations de matière organique soluble paraissent reliées au changement de couleur (comme l'indique le tableau XI) ; elle diminue chez les feuilles jaunes et diminue encore chez les feuilles mortes. Faut-il voir là l'arrêt de l'assimilation chlorophyllienne ? Nous pouvons le supposer, car le poids de matière organique soluble des feuilles d'orme qui sont restées vertes jusqu'à la fin de l'automne est moins diminué que celui des feuilles jaunes aux mêmes dates.

Ces résultats concordent avec ceux de *Michel-Durand* (119) qui conclut que « les feuilles à la fin de la végétation deviennent de plus en plus pauvres en hydrates de carbone ». Cet auteur a trouvé également que la diminution d'hydrates de carbone solubles accompagnait le changement de couleur. Nous avons fait la même constatation sur la matière organique globale. Pour l'Ampelopsis, *Combes* attribue cette diminution à la transformation des sucres en glucosides anthocyaniques. Ces auteurs trouvent comme nous que la diminution des hydrates de carbone se continue lorsque la feuille est détachée de l'arbre.

Matière minérale. -- Les variations de poids de matière minérale soluble sont différentes d'une espèce à l'autre ; ainsi pour le Sycomore on constate une augmentation (1,4 pour les feuilles vertes, 1,69 pour les feuilles jaunes et 2,48 pour les feuilles mortes). Tandis que chez l'Orme elle diminue plutôt : 1,87 pour les feuilles vertes du début de l'automne, 2,04 pour les feuilles vertes de la fin de l'automne, 1,6 pour les feuilles jaunes et 1,8 pour les feuilles mortes.

Par contre, la matière minérale insoluble croît chez ces deux espèces, comme le montre la colonne 4 du tableau XI. Ce qui donne pour la matière minérale globale un accroissement léger mais continue jusqu'à la chute. D'ailleurs celle-ci, même au début de l'automne, est en quantité plus grande qu'aux autres saisons ; ce que nous avons déjà remarqué chez les feuilles persistantes.

TABLEAU XI

Variations automnales calculées d'après les mêmes poids secs

				Δ	mat. orga- nique soluble.	mat. min. soluble.	mat. min. in- soluble.	mat. organi- que in- soluble	Observations
<i>Feuilles d'Orme</i>				—	—	—	—	—	—
Feuilles vertes	début	Automne		1,6	8,38	1,89	2,03	20,55	
—	—	fin	—	1,54	8,0	2,04	2,27	20,75	
—	jaunes	—	—	1,58	7,6	1,6	2,82	20,9	
—	mortes	—	—		5,7	1,8	3	22,3	(mêmes résultats pour le calcul basé sur le même nombre de feuilles).
<i>Feuilles de Sycomore</i>									
Feuilles vertes				1,45	6,5	1,4	2,2	21,8	
—	jaunes			1,37	5,6	1,69	3,3	21,4	
—	mortes				5,2	2,48	2,83	21,2	
—	mortes				4,42	2,11	2,41	18,5	(calcul rapporté au même nombre de feuilles).

Comme il fallait s'y attendre, la matière organique insoluble semble varier très peu, puisqu'elle représente la plus forte partie du poids sec et que nous avons ramené celui-ci à une même valeur. Toutefois, le sens de la variation n'est

pas le même pour l'Orme et le Sycomore; alors qu'il y a une légère augmentation de matière organique insoluble chez les feuilles d'Orme, il y a une diminution, encore moins sensible d'ailleurs, chez les feuilles de Sycomore.

L'étude des variations automnales basée sur des calculs faits à poids sec constant ayant été critiquée, nous avons essayé de comparer nos résultats en rapportant les mesures à un même nombre de feuilles. Nous donnons ces calculs sous toute réserve, car nous n'avions pas songé à cette méthode lorsque nous avons fait ces mesures, et c'est à une autre saison et sur des arbres différents que nous avons récolté des feuilles pour trouver un facteur de comparaison.

ETUDE DES VARIATIONS AUTOMNALES D'APRÈS LES MESURES RAPPORTÉES AU MÊME NOMBRE DE FEUILLES

Les pesées que nous avons faites nous ont montré que la différence de poids entre feuilles jaunes et feuilles vertes cueillies à la même date était si petite qu'il n'y avait pas plus de chance d'erreur en ramenant les mesures au même nombre de feuilles qu'il n'y en avait en se basant sur le poids frais et sur le poids sec.

Quant aux feuilles mortes, nous avons trouvé qu'il fallait des feuilles d'Orme mortes en nombre double pour équilibrer des feuilles vertes de même dimension. Or, pour ramener ces feuilles au même poids sec, le coefficient était $66/32,8$, c'est-à-dire très sensiblement le même. Par contre, les feuilles de Sycomore nous ont donné un coefficient différent. Il fallait environ 2,7 fois plus de feuilles de Sycomore mortes que de feuilles vertes de même dimension pour faire le même poids, alors que le rapport des poids secs était seulement 2,3. Comme nous le voyons au bas du tableau (XI), l'allure des phénomènes n'est pas changée, seuls les écarts sont un peu différents. Il est donc inutile de reprendre la discussion des résultats.

Interprétation des résultats. — Nous avons trouvé que les feuilles perdent avant leur chute une quantité d'eau

considérable, ainsi qu'une partie de leur matière organique soluble, tandis qu'elles accumulent de la matière minérale insoluble (et même soluble) chez les feuilles de Sycomore. En 1863, *Sachs* (145) avait remarqué qu'il ne restait ni amidon ni chlorophylle dans les feuilles jaunes, il en concluait que : « Lorsque la feuille se détache de l'arbre il ne tombe à terre qu'une charpente cellulaire vidée de son contenu ».

En 1911, *Combes* (23) montre l'exagération d'une telle conception. Ses mesures sont faites selon la méthode de *Wehmer* (163) qui consiste à ramener les dosages à une surface de feuille donnée. Il fait remarquer qu'il n'y a pas seulement migration de substances mais qu'il peut y avoir lixivation par les eaux de pluie. *Michel-Durand* (119) conclut également à un entraînement de substances minérales et organiques par les agents atmosphériques. *Swart* (156) pense que cette lixivation n'a lieu que pour les feuilles mortes exposées aux intempéries pendant longtemps. En 1922, *Combes* et *Köhler* (24) trouvent que les feuilles jaunes continuent à respirer, par conséquent brûlent des hydrates de carbone sans en reconstituer, puisque l'assimilation chlorophyllienne est arrêtée. Leurs mesures indiquent qu'il ne reste que 9 à 10/20 des hydrates de carbone solubles dans les feuilles au moment de leur chute. 5 à 7/20 ont disparu, soit par respiration, soit entraînés par les agents atmosphériques, 4 à 5/20 seulement émigrent vers la tige et la racine pour servir de réserve. En 1924, 1926 et 1927, *Combes* (26-27-29) prouve que « les précipitations atmosphériques n'entraînent pas des quantités appréciables de composés azotés pendant le jaunissement automnal », mais que la moitié de ces composés émigre vers le tronc et les racines, le reste est perdu avec la chute. Avec *Echevin* (30), ils trouvent que cette émigration est très faible tant que les feuilles conservent la plus grande partie de leur chlorophylle, elle s'accélère dès que les premières plaques jaunes apparaissent, et se poursuit jusqu'à la mort des tissus. Nos mesures, tout en étant beaucoup moins précises, indiquent nettement :

- 1° cette perte de substance organique soluble,
- 2° que ces pertes commencent avec le jaunissement.

Mais les diminutions que nous avons constatées sont

moins considérables. — Or ces dernières sont basées sur un même poids de substance sèche. *Combes* et *Echevin* (28) ont montré qu'en ramenant les mesures à des surfaces égales, la substance sèche diminuait selon l'espèce de 4 à 9/20 au cours du jaunissement, et que pour *Acer pseudoplatanus*, que nous avons également étudié, la diminution était de 9/20. Si on appliquait ce coefficient à nos mesures, la perte de matière organique soluble serait beaucoup plus considérable. Si nos mesures confirment bien une perte de matière organique soluble, elles ne nous permettent pas de déterminer quelle part y ont pris respectivement les phénomènes d'émigration et de lixivation. Mais *Coville* (33) et d'autres ont fait remarquer que les rameaux de ces arbres sont à l'automne gorgés d'amidon dans les rayons médullaires et quelquefois même dans la moelle, tandis que ces mêmes rameaux n'en ont plus trace en décembre. De même, les résultats comparés de *Combes* et d'*Echevin* (28) sur les différentes parties de l'arbre permettent de conclure à une migration vers les rameaux qui momentanément servent d'organe de réserve. Nous ne retrouvons pas ce phénomène chez les feuilles persistantes, car celles-ci sont alors riches en matière organique soluble et servent elles-mêmes d'organe de réserve.

Les résultats concernant la matière minérale soluble et insoluble sont très contradictoires.

Tous les auteurs comme *Fliche* et *Grandeau* (56), *Dulk* (50), *Weber* (162), *Marsh* (111) et bien d'autres qui n'ont pas ramené les résultats de leurs analyses à la surface ont généralement trouvé une augmentation des cendres totales et du calcium en particulier. Mais les auteurs qui ont employé la méthode de *Wehmer* (163) présentent des résultats discordants. *Stahl* (153) retrouve la forte augmentation des cendres totales et du calcium chez les feuilles de fusain du Japon pendant le jaunissement. Par contre, *Schroeder* (149) constate une diminution des cendres et du calcium chez les aiguilles de pin mortes. De même, *Tucker* et *Tollens* (157) observent cette diminution pendant le jaunissement. Quant aux résultats de *Swart* (156), ils sont différents selon l'espèce considérée. *Combes* et *Echevin* (28) notent une diminution des cendres totales chez *Acer pseudoplatanus* et chez

d'autres espèces. Ils remarquent que la variation est inverse lorsque le dosage est ramené à 100 parties de substance sèche. En 1927, *Echevin* (51), reprenant les mêmes dosages sur des feuilles de jeune hêtre, trouve une augmentation des cendres totales pendant le jaunissement, c'est-à-dire l'inverse de ce qu'il avait trouvé avec *Combes* (28) l'année précédente sur des feuilles de hêtre adulte. Seul le calcium diminue toujours. Il en conclut que « les échanges minéraux s'effectuant dans les feuilles d'une même espèce pourraient être très différents selon l'âge de la plante considérée ». Ce résultat retient d'autant plus notre attention que l'Orme et le Sycomore que nous avons étudiés étaient de tout jeunes rejets.

Cette conclusion d'*Echevin* s'accorde avec l'augmentation de cendres totales que nous avons notée avant la chute des feuilles. Toutefois, il est intéressant de remarquer que d'après nos mesures la matière minérale soluble ne subit pas toujours cette variation, ainsi elle reste constante chez les feuilles d'Orme, mais elle augmente notablement chez les feuilles de Sycomore. D'une façon générale, il a été remarqué que le phosphore et le potassium diminuaient considérablement avant la chute des feuilles. *Echevin* (52) montre que ces éléments émigrent vers les autres parties de la plante, tandis que le calcium et le silicium augmentent jusqu'à la chute. Par contre, le soufre reste stationnaire.

En résumé : La période automnale chez les feuilles persistantes est caractérisée par un accroissement de Δ chez les jeunes feuilles, dû à une accumulation de matière organique soluble. Nous retrouvons cette accumulation chez les feuilles persistantes âgées, toutefois sans augmentation de Δ , car il y a alors grossissement de la molécule.

Les feuilles caduques, au contraire, perdent une quantité appréciable de matière organique soluble avant leur chute, mais la diminution du Δ est très faible.

Les variations de la matière minérale soluble sont différentes selon l'espèce aussi bien chez les feuilles caduques que chez les feuilles persistantes. Mais la matière minérale insoluble, ou tout au moins la totalité de la matière minérale, atteint son maximum à l'automne chez les feuilles caduques comme chez les feuilles persistantes.

HIVER

Variations du Δ . — A cette saison, les feuilles de Lierre et de Buis présentent leur Δ maximum. Il est également élevé chez les feuilles de Fusain et de Ronce, mais le maximum des premières se rencontre en été chez les feuilles âgées et celui des deuxièmes au printemps chez les feuilles âgées subsistant alors et qui sont appelées à tomber pendant cette saison.

Facteurs influant sur le Δ . — *Poids sec* : celui-ci atteint en hiver son maximum seulement chez les feuilles de Ronce. Chez les autres espèces, il croît très légèrement par rapport à ce qu'il était à l'automne ou parfois décroît, comme chez le Fusain, jusqu'à présenter des valeurs très faibles comparables à celles des feuilles nouvelles au printemps. Le sens de la variation hivernale du poids sec n'a donc rien de systématique. Mais il est en général bien inférieur aux poids secs des feuilles âgées au printemps et en été.

Matière organique soluble : nous avons établi qu'elle était très élevée à l'automne chez les feuilles persistantes ; elle garde sensiblement la même valeur en hiver.

Matière minérale soluble : les variations sont différentes selon l'espèce. Les feuilles de Fusain et de Buis sont, comme à l'automne, riches en matière minérale soluble, tandis que les feuilles de Ronce et de Lierre en contiennent alors leurs quantités minima. Ces différences ne semblent pas accidentelles, car chez le Buis et le Lierre nous avons fait des mesures automnales qui nous avaient montré déjà des variations de sens inverse. Si bien que la quantité de matière minérale soluble présente un plateau maximum en automne et en hiver chez le Buis, tandis qu'aux mêmes saisons le plateau est minimum chez le Lierre.

Matière minérale insoluble : elle décroît sensiblement en hiver chez toutes les feuilles considérées.

Interprétation des résultats. — La valeur élevée du Δ à l'automne était due avant tout à une grande quantité de matière organique soluble. Or, le Δ hibernal ayant plutôt

augmenté sans que la matière organique soluble s'accroisse et comme d'autre part la quantité d'eau contenue dans les feuilles étant en général plus grande, il faut en conclure que l'accroissement du Δ est dû en cette saison à des décompositions de molécules.

Les variations du poids sec indiquent un ralentissement des différentes activités. Ainsi, *Weaver* et *Mogensen* (161) trouvent que la transpiration des Conifères n'est pas supérieure à celle des branches d'arbres qui ont perdu leurs feuilles.

Nous ne pouvons tirer de conclusion des variations de la matière minérale soluble, mais, puisqu'elle n'augmente pas alors que la matière minérale insoluble décroît, on est amené à penser que cette perte de substance minérale correspond à une émigration vers d'autres parties de l'arbre, probablement vers les bourgeons qui sont très précoces chez les arbustes à feuilles persistantes que nous avons considérés.

ADAPTATION AU FROID

1° Influence de la concentration. — Y a-t-il une relation directe entre l'abaissement de température et l'accroissement du Δ en hiver. Nos tableaux montrent que nous ne pouvons rien conclure de l'influence de la température au moment de la cueillette sur le Δ , ni même de la moyenne de température des jours précédant la cueillette. Cependant les auteurs qui, comme nous, ont trouvé les Δ maxima en hiver sont nombreux. Entre autres : *Dixon* et *Atkins* (40 et 42). *Newton* (124), dans son étude approfondie des Blés d'hiver et de leur résistance au froid, ne croit pas à une relation directe entre cette propriété et le Δ et cependant ses tableaux montrent que les variétés de Blé les plus résistantes ont généralement des Δ plus élevés. C'est d'ailleurs ce que *Martin* (112) trouve lorsqu'il reprend ce problème en 1927. *Gail* (58), étudiant les variations du Δ chez cinq Conifères différents, obtient des courbes remarquablement similaires. Le Δ est maximum en décembre-janvier, il est minimum fin juin.

Maximow (115) et l'année suivante *Chandler* (19) trouvent qu'une augmentation de Δ accroît la résistance au

froid, et cela dans une proportion plus forte que ce qui peut être prévu par l'augmentation de pression osmotique.

Par contre, *Salmon* et *Fleming* (148), *Pantanelli* (135), *Baroulina* (11) et *Harvey* (88) prétendent qu'il n'y a pas de corrélation entre le Δ et la résistance au froid. Dans le même ordre d'idées, *Korstian* (93) fait remarquer que si les feuilles des arbustes et buissons à feuilles persistantes (ce qui est le cas des espèces que nous avons étudiées) ont des Δ élevés en hiver, il n'en est pas de même des Conifères dont le suc cellulaire est peu concentré.

En tout cas, rappelons que les plantes résistent à des températures beaucoup plus basses que la température de congélation de leur suc. Ainsi le Buis que nous avons récolté le 15 février 1924 n'avait que 2°1 comme Δ , alors que la température extérieure était de — 5°. Et ce même arbuste peut résister à des températures beaucoup plus basses, sans qu'il y ait pour cela une grande modification de Δ .

Il ressort de ces résultats que si la résistance au froid est généralement associée avec un Δ élevé, il doit exister d'autres facteurs qui influent sur cette résistance, notamment dans les cas de faibles concentrations. Voyons quels sont ces facteurs.

2° Influence du poids sec. — *Strausbaugh* (154), et plus tard *Beach* et *Allen* (12), étudiant la résistance au froid des arbres fruitiers, ont remarqué que les branches des variétés les plus résistantes avaient généralement les poids secs les plus élevés, mais surtout que ceux-ci étaient plus constants pendant les variations de température.

3° Constitution des feuilles. — Les feuilles persistantes ont un aspect bien différent des feuilles caduques. Elles sont mieux protégées contre les intempéries grâce à une couche cireuse qui les recouvre. *Harvey* (89) pense que, grâce à cette couche, l'eau n'adhère pas aussi facilement et lorsqu'il gèle il se forme moins de cristaux de glace à leur surface. Donc, selon lui, plus cette couche est épaisse, moins il y a de chance pour qu'un cristal de glace inocule les solutions en surfusion des cellules avoisinantes. *Voigtländer* (158) attribue à ces inoculations les taches de gelée.

4° Influence du pH. — Suivant *Harvey* (88), l'adaptation au froid n'est due ni à une différence de Δ ni à une variation de la quantité d'hydrates de carbone, mais à une différence de PH. Il attribue la précipitation des protéines par le froid à une augmentation de la concentration des ions, l'action des ions H étant prépondérante.

Pour étudier les changements de PH, il suit la méthode de *Haas* (70-71) (changement de coloration des pigments tels que coeuls qui ne sont pas masqués par la chlorophylle). Le suc cellulaire se comporte comme le blanc d'œuf, quand on le congèle sa concentration en ion H augmente. *Harvey* en conclut qu'il suffit d'une diminution de concentration des ions H, laquelle favorise l'action des enzymes oxydantes (aucuba), pour rendre la plante plus résistante au froid. Il obtient des courbes similaires en traitant des plantes soit par le froid pour les endurcir, soit par les acides. Ces deux agents amènent une simplification des protéines qui alors précipitent moins facilement. Plus tard, *Zacharowa* (164) a confirmé ces résultats.

5° Composition chimique des feuilles. — *a) Hydrates de carbone.* — Comme *Mer* (116) et *Lidforss* (100) l'ont remarqué, les feuilles ne contiennent plus aucune trace d'amidon en hiver. *Gail* (58) fait jouer un rôle important à cette transformation d'amidon en sucre dans le phénomène d'adaptation au froid. En effet, il remarque que les aiguilles de Pin meurent lorsque la température s'abaisse brusquement sans laisser le temps aux enzymes de faire cette transformation. D'ailleurs *Doyle* et *Phyllis* (47) ont montré que la quantité de catalase était maximum en hiver et que ses variations saisonnières étaient inverses de celles de l'amidon. *Michel-Durand* (119), comparant les quantités des différents hydrates de carbone dans les feuilles de *Lierre* et de *Laurier-cerise*, trouve que les sucres solubles sont maxima en hiver alors que les insolubles sont minima. *Newton* et *Brown* (128) ont remarqué que les variétés de Blé les plus résistantes au froid étaient celles qui contenaient le plus de sucres et qu'on en trouvait les quantités maxima en décembre. Ils constatent en outre qu'aux basses températures l'activité de la catalase est plus intense pour les variétés les plus résistantes au froid.

D'autres, comme *Rosa* (143-144) et *Hooker* (91), admettent que la résistance au froid provient d'une accumulation de pentosanes.

b) Graisses. — *Korstian* (93), *Fisher* (54), *Preston* et *Philipps* (137), *Sinnot* (150) trouvent en hiver de l'huile et des graisses dans les aiguilles de certains Conifères qu'ils appellent pour cette raison des « arbres gras ». Selon ces auteurs, l'amidon est transformé en corps gras, qui bien entendu n'influeraient pas sur le Δ mais augmenteraient la résistance aux basses températures.

c) Sels minéraux. — *Zacharowa* (164) associe la pénurie en sels minéraux avec une plus grande résistance au froid. *Harvey* (88) suppose que cette déficience est une protection contre la précipitation des protéines. Ces auteurs ne disent pas si leurs mesures se rapportent à la matière minérale totale ou seulement à la matière minérale des liquides cellulaires. Or, nos résultats montrent que la quantité de matière minérale soluble est très variable selon l'espèce. Seule la matière minérale insoluble diminue chez toutes les espèces que nous avons étudiées. *A priori*, la plus ou moins grande propension à la précipitation des protéines doit être liée seulement à la matière minérale soluble. Mais, comme on sait que certains ions ont une action précipitante incomparablement plus grande que d'autres, il serait intéressant de connaître spécifiquement les ions dont la concentration diminue.

d) Les colloïdes. — Au cours de la discussion précédente on entrevoit souvent le rôle prépondérant de la structure colloïdale dans la protection contre le froid.

Ainsi, les expériences d'*Harvey* (87) sur le PH montrent que les changements amenés par le froid ont lieu dans les colloïdes. De même, le fait que l'accroissement de Δ augmente la résistance au froid plus que ne le prévoit l'augmentation de pression osmotique ne peut guère s'expliquer que par le pouvoir d'imbibition des colloïdes.

La constance du poids sec des tissus résistant au froid est une preuve de la nature colloïdale de ces tissus. En effet, ceux-ci se comportent comme des gels de gélatine étudiés par *Gortner* et *Hoffman* (67). Ces gels ont des structu-

res définies, différant selon leur % d'eau. S'ils sont desséchés à un % d'eau uniforme, ils reprennent vite leur % d'eau initial lorsqu'on les trempe dans l'eau (expérience de Cartledge).

Le rôle des colloïdes dans ce problème a fait l'objet de nombreuses recherches de la part de savants canadiens qui l'ont étudié en vue d'augmenter la résistance au froid des Blés d'hiver. Nous mentionnerons les plus importants : *Gortner, Newton, Martin et Brown*.

(Pendant l'hiver 1924, alors que nous faisons des recherches sur la méthode à employer pour mesurer la concentration des sucres cellulaires végétaux, nous avons remarqué que les feuilles de Ronce fraîchement cueillies ne cédaient aucun liquide, quelle que soit la pression employée pour cela ; avec notre dispositif, nous avons exercé des pressions jusqu'à environ une tonne par centimètre carré. Et pourtant, lorsque nous mettions ces feuilles à l'étuve pour mesurer leur poids sec, nous constatons qu'elles contenaient plus de 60 % d'eau. Nous avons relié ce fait à l'action du froid, car des feuilles de Ronce des mêmes buissons au printemps ou pendant les périodes d'hiver à température plus clémente, laissaient écouler sous des pressions relativement basses une quantité de jus appréciable).

En 1922, *Newton* (124) avait observé le même phénomène sur des Blés d'hiver au Canada, qui ne laissaient suinter aucun jus malgré une pression de 400 atmosphères. Or, ces Blés avaient été exposés à des températures de — 54°.

Mais de même que les premières gelées nous avaient facilité l'obtention de jus de feuilles de Ronce et de Houx (1^{re} partie), *Newton* fait remarquer que le 12 novembre, malgré les premiers froids, il avait pu extraire ses jus sans difficulté. Cette caractéristique ne s'acquiert donc pas immédiatement. Il associe ce phénomène de rétention de l'eau à la résistance au froid, car il trouve que les tissus retiennent leur eau avec d'autant plus de force qu'ils résistent mieux au froid. Or, la force principale qui retient l'eau est le pouvoir d'imbibition des colloïdes. Avec *Gortner* (127), ils considèrent cette eau comme « liée » (bound water) et ils en mesurent la quantité par l'excès de pression osmotique qu'ils obtiennent lorsqu'au jus de presse, dont ils ont

déterminé le Δ , ils ajoutent la quantité de sucre qui, théoriquement, donnerait une solution normale d'après la mesure de l'extrait sec qui leur permet de calculer l'eau totale. Ils constatent, en mesurant de nouveau le Δ , que celui-ci a beaucoup plus augmenté que ne le prévoit la loi de *Raoult*. L'excès du Δ expérimental sur le Δ théorique leur permet de calculer la quantité d'eau liée ou combinée.

Ces résultats expliquent pourquoi *Mason* (112 bis), mesurant l'inversion du pouvoir rotatoire sur les jus frais, l'avait trouvé incomplète par rapport aux résultats qu'il avait obtenus avec *Dixon* (46), après avoir ajouté l'invertase au jus bouilli. Les colloïdes ayant été coagulés par l'ébullition, il n'y avait plus d'eau « liée », d'où inversion complète.

Or, dès 1880, *Muller* et *Thurgau* (122), puis en 1900 *Matruchot* et *Molliard* (113-114) avaient montré que la mort du protoplasma provenait de sa dessiccation. *Matruchot* et *Molliard* trouvaient les mêmes modifications de structure de cellules pour le gel, la plasmolyse ou la dessiccation. En 1901, ils observaient sur les cellules du parenchyme des feuilles de Narcisse les mêmes modifications de structure nucléaire pour le gel, la plasmolyse ou la fanaison. Les noyaux de ces cellules perdent leur eau de constitution qui forme des vésicules de plus en plus volumineuses susceptibles de faire éclater le noyau et prennent une structure généralement uni ou bipolaire.

Pour vérifier que cette structure est bien causée par une sortie d'eau du noyau, *Matruchot* et *Molliard* ont provoqué ce phénomène par plasmolyse et par fanaison rapide ou lente et ils ont retrouvé des structures nucléaires très semblables. Ils en concluent que « la mort des cellules par gel est une mort par dessiccation ».

C'est donc grâce à leur pouvoir de rétention de l'eau que les plantes résistent au froid. Selon *Newton* (126), cette résistance est inversement proportionnelle au volume de jus qu'elles cèdent en hiver pour une pression et un poids sec donnés. Au début de l'hiver, lorsque les plantes n'ont pas eu le temps de « s'endurcir », ou aux autres saisons, cette relation ne se retrouve pas. De plus, cette caractéristique est une propriété des colloïdes vivants : les anesthé-

siques la suppriment. En effet, si les organes sont soumis à l'action de l'un d'eux avant d'être pressés, le jus s'écoule facilement. En construisant les courbes : pressions et volumes de jus obtenu, puis pressions et % d'hydratation de la substance sèche, *Newton* obtient en hiver des courbes logarithmiques pour les tissus endurcis alors qu'elles sont d'allure toute différente au printemps. Il en conclut que la ressemblance des courbes de déshydratation des tissus endurcis avec les courbes d'imbibition d'un gel (où la pression d'imbibition augmente rapidement avec la déshydratation) est un argument de plus en faveur de sa théorie, selon laquelle, durant le processus d'adaptation au froid, les colloïdes ont la plus grosse part de la régulation de l'eau dans la cellule.

Or, *Mac Dougal* (104) et *Spoehr* (151) ont trouvé que la sécheresse amenait une accumulation de pentosanes dans les plantes. *Rosa* (144) et *Hooker* (91) la retrouvent lorsque le sol est gelé et que la plante ne peut plus y puiser d'eau. Ces pentosanes forment un gel dont le pouvoir d'imbibition est grand. Mais *Newton* et *Brown* (128) font remarquer que pour le Blé les pentosanes sont dans les tissus de soutien et ne peuvent donc intervenir dans l'endurecissement de la plante, tout au moins du point de vue chimique. Par contre, les protéines qui constituent 90 % des colloïdes cellulaires, se trouvent dans le suc cellulaire et augmentent pendant les gelées. — Toutefois, *Newton* (124) remarque qu'en 1921-1922, alors que le sol avait été recouvert de neige avant les premières gelées et qu'il était resté saturé d'eau, les volumes de jus obtenu étaient plus considérables.

La quantité d'eau « liée » augmente non seulement avec les colloïdes mais encore avec les sucres. Or, nous l'avons vu, ceux-ci sont abondants en hiver. De plus quand leur concentration augmente encore du fait de la congélation d'une partie de la solution ils protégeraient d'autant mieux les protéines contre la précipitation, cette protection croissant avec la teneur en sucres.

6° Conditions de la vie de la plante. — Il est intéressant de remarquer que parmi les facteurs que nous venons de passer en revue, il en est plusieurs qui agissent à la fois

sur la croissance et sur le pouvoir de résistance au froid, mais de façon inverse. Ainsi une diminution de Δ active la croissance tandis que l'augmentation accroît la résistance au froid. Il en est de même pour le PH si nous considérons les résultats de *Reed* (139) pour le PH pendant la croissance.

Harvey (88) a généralisé cette constatation en montrant que tout ce qui retardait la croissance augmentait la résistance au froid.

Dans le même ordre d'idées, *Govoroff* (68) constate qu'aux basses températures les variétés les plus résistantes au froid ont une activité respiratoire moins intense qui leur permet entre autres de garder leurs sucres.

La vie ralentie chez les plantes est donc une adaptation au froid tout comme elle l'est chez les animaux hibernants.

Mais, d'autre part, *Coville* (33) fait remarquer que le froid a un effet stimulant sur la croissance printanière. En effet, si à l'automne on met en serre des arbres ou arbustes à feuilles caduques ceux-ci perdent leurs feuilles malgré la constance de la température. Au printemps, ces plantes sont beaucoup plus tardives que celles de la même espèce qui ont passé l'hiver dehors.

Dans ce sens, nous pouvons donc considérer la chute des feuilles comme une adaptation au froid puisque les feuilles sont les organes où la vie est plus active ; respiration, transpiration. L'arbre sans ses feuilles a donc une vie très ralentie.

CONCLUSION

La mort du protoplasma par le gel est une question bien difficile à résoudre. Tous les facteurs qui s'opposent à la dessiccation d'une part et à la précipitation des protéines d'autre part rendent la plante plus apte à résister aux gelées. Nous avons vu que le Δ était en général plus élevé chez les plantes résistant mieux au froid. Mais, comme les plantes supportent des températures bien inférieures à celle du point de congélation de leurs liquides cellulaires, il faut en conclure que cet accroissement du Δ (qui d'ailleurs n'est pas une caractéristique générale) n'est pas suffisant. Les

feuilles persistantes que nous avons étudiées sont recouvertes d'une couche de cire qui empêche la formation de cristaux de glace à leur surface.

Une diminution de P_H semble empêcher la précipitation des protéines. Mais c'est surtout la composition chimique des liquides cellulaires qui joue le rôle le plus important dans cette question : l'accumulation de sucres est favorable par leur influence sur le Δ , leur pouvoir de rétention de l'eau (par formation d'hydrates), et leur protection contre la précipitation des protéines. .

Or, certains auteurs ont trouvé des quantités appréciables de graisses et de pentosanes chez certaines feuilles en hiver. Par contre, une diminution des sels minéraux semble plutôt accroître la résistance au froid.

Les colloïdes semblent jouer le principal rôle dans la protection contre les basses températures, par leur pouvoir d'imbibition qui retient l'eau dans la cellule.

Ceci expliquerait que les espèces les plus résistantes au froid ont les poids secs les plus constants en hiver.

Enfin, les plantes s'adaptent au froid par un ralentissement de leurs différentes activités. L'absence de feuilles chez les arbres à feuilles caduques supprime toutes les fonctions remplies par celles-ci, de même les feuilles persistantes manifestent une transpiration et une respiration très ralenties.

Résumé

Nous avons suivi les variations de la concentration moléculaire des sucres cellulaires de certaines feuilles pendant leur évolution, ainsi que les variations de poids de matière organique et de matière minérale solubles. Nous avons rapproché nos résultats des analyses chimiques de différents auteurs et nous avons pu ainsi établir des parallélismes intéressants entre les variations des éléments solubles et celles de la concentration globale.

Nous avons vu que la pression osmotique du bourgeon croît jusqu'à l'épanouissement et qu'elle est supérieure à celle des autres parties de la plante. Dans le cas où quelques bourgeons seulement se développent : ceux-ci possèdent les Δ les plus élevés.

Nous avons montré que les bourgeons des arbres à feuilles persistantes établissent cet excès de pression osmotique en accumulant des substances solubles, tandis que chez les arbres à feuilles caduques, nous avons conclu à une prépondérance de corps de faible poids moléculaire, provenant de dédoublement.

Nous avons cru pouvoir attribuer cette différence de comportement au fait que pour les premiers les feuilles âgées servent d'organe de réserve et fournissent de la matière organique tandis que les bourgeons des arbres à feuilles caduques puisent les éléments dont ils ont besoin dans la sève brute qui est surtout riche en sels minéraux, lesquels, on le sait, n'ont pas des poids moléculaires très élevés. Il nous a paru intéressant de comparer le bourgeon aux plantes parasites qui elles aussi ont un excès de pression osmotique par rapport aux plantes sur lesquelles elles vivent. Nous avons pensé qu'on pouvait assimiler ces phénomènes à des cas d'épictèse.

Pendant la période qui suit l'épanouissement du bour-

geon, les jeunes feuilles ont une croissance très rapide ; le Δ est alors faible. Nous avons vu que cette constatation pouvait être généralisée à tous les cas de croissance rapide naturels ou artificiels. Cette diminution du Δ provient essentiellement de l'utilisation, par les jeunes feuilles, des éléments solubles, pour la formation de leurs tissus.

Les auteurs ne sont pas d'accord sur les changements de P_H à cette époque, certains ont trouvé une augmentation de P_H , d'autres une diminution. Mais si nous attribuons au protoplasma un point isoélectrique, nous comprenons que des variations inverses accompagnent le même phénomène si nous les supposons situées de part et d'autre du point isoélectrique.

L'étude des vieilles feuilles persistant au printemps nous a fourni des résultats très intéressants. Nous avons trouvé chez toutes les espèces considérées une diminution du Δ très accusée accompagnant la reprise de vie active. Seules les feuilles de Ronce conservent leur Δ élevé de l'hiver, mais celles-ci tombent à la fin du printemps. Il était donc curieux de trouver une différence dans les variations du Δ entre les feuilles persistantes et les feuilles de Ronce qui pourraient s'appeler « semi-persistantes ».

En été, le Δ s'accroît chez toutes les feuilles considérées et cependant la matière organique soluble décroît et la matière minérale soluble est stationnaire dans la plupart des cas. On retrouve le même phénomène à la fin de la journée : c'est-à-dire accroissement du Δ sans augmentation de poids de matière organique ou minérale soluble. La transpiration n'explique qu'en partie cet accroissement de pression osmotique. Nous sommes donc obligés d'admettre dans ce cas des simplifications moléculaires.

D'autre part, à cette saison, les jeunes feuilles continuent à former leurs tissus comme en témoigne l'augmentation de poids des substances insolubles.

Le résultat du métabolisme cellulaire est donc d'une part une augmentation de pression osmotique sans accroissement de matières solubles et d'autre part la formation de substances insolubles parmi lesquelles l'amidon est la plus importante.

En automne nous avons étudié séparément les feuilles caduques et les feuilles persistantes.

En ce qui concerne les feuilles caduques nous avons passé en revue les différentes méthodes utilisées pour suivre de façon aussi exacte que possible les variations qui précèdent la chute. La méthode que nous avons employée aux autres époques de l'année, c'est-à-dire rapporter les analyses à un poids frais déterminé ne tient compte que du phénomène de déshydratation. Ce phénomène est si accentué vers la fin de la chute des feuilles qu'il masque les autres variations. Pour obvier à cet inconvénient nous avons volontairement négligé le facteur déshydratation en ramenant nos analyses de feuilles vertes, jaunes et mortes au même poids sec.

Nous trouvons alors pour le Δ une légère diminution jusqu'à la chute alors que les mesures basées sur le poids frais nous donnaient une augmentation très légère pendant le jaunissement et un accroissement si considérable chez les feuilles mortes que le Δ est alors dénué de toute signification physiologique.

Cet abaissement de pression osmotique provient avant tout d'une diminution de matière organique soluble, les variations de matière minérale soluble étant beaucoup moins sensibles et différentes selon l'espèce considérée. Par contre, la matière minérale insoluble croît chez toutes les espèces.

Nous n'avions pas songé à la méthode qui consiste à ramener les mesures à un même nombre de feuilles lorsque nous avons fait nos expériences. Mais nous avons recherché plus tard des coefficients d'équivalence approximatifs pour les nombres de feuilles vertes, jaunes et mortes de même dimension donnant les mêmes poids frais. En appliquant ces coefficients aux chiffres donnés par nos mesures basées sur les poids frais, nous avons obtenu des résultats de même ordre que ceux donnés par la méthode qui consiste à ramener les chiffres au même poids sec.

Les auteurs trouvent des résultats différents selon la méthode utilisée. Toutefois, la perte de matière organique soluble avant la chute des feuilles est un fait reconnu. Cette perte est due en partie à des phénomènes de lixivation par les agents atmosphériques et aussi à des phénomènes de migration vers d'autres parties de la plante, migration très

faible au début, mais qui s'accélère vers le jaunissement.

Les résultats relatifs aux variations de la matière minérale soluble et insoluble sont très contradictoires. D'une façon générale les analyses basées sur les poids de substances frais ou secs donnent une augmentation des cendres totales et particulièrement du calcium jusqu'à la chute. Les variations des mesures ramenées à un nombre de feuilles déterminées sont différentes sans que nous ayions pu en trouver la raison. Certains auteurs trouvent une diminution, d'autres une augmentation. Toutefois, nos résultats sembleraient indiquer une augmentation chez les jeunes arbres que nous avons étudiés. Mais nous ne savons si celle-ci subsisterait chez les mêmes espèces plus âgées.

A l'automne, les feuilles persistantes accumulent de la matière organique soluble ; celle-ci accroît le Δ des jeunes feuilles, tandis que le Δ des feuilles âgées reste stationnaire, mais il y a alors grossissement des molécules.

Ces mêmes feuilles persistantes atteignent leur maximum de Δ en hiver. La quantité de matière organique soluble reste élevée, mais sans augmentation notoire sur l'automne ; les molécules sont alors plus petites.

La matière minérale soluble est stationnaire, mais on retrouve une diminution de la matière minérale insoluble chez toutes les espèces considérées. Nous avons émis l'hypothèse d'une migration vers les bourgeons.

Pendant cette saison le problème de l'adaptation au froid a particulièrement retenu notre attention. Nous pensons qu'il y a corrélation entre le Δ élevé et cette adaptation. Mais ce facteur seul n'est pas suffisant. La couche de cire qui recouvre les feuilles persistantes joue sûrement un rôle protecteur.

Suivant *Harvey* le P_H a dans ce cas une importance prépondérante : une diminution de la concentration des ions H empêche la précipitation des protéines. Peut-être d'autres ions ont-ils une action analogue.

Enfin, c'est la structure colloïdale du protoplasma qui semble être le facteur le plus important. En hiver, après les fortes gelées, le pouvoir de rétention de l'eau dans les feuilles est très grand. Avec des pressions de 1 tonne par cm^2 nous ne sommes pas arrivés à extraire de jus de feuil-

les de Ronce qui pourtant contenaient jusqu'à 70 % d'eau. Suivant l'expression de *Gortner*, cette eau est « liée » et la mesure de la quantité d'eau qui n'est pas libre est un indice de la plus ou moins grande résistance aux basses températures.

Il est incontestable qu'il n'y a plus d'amidon dans les feuilles, celui-ci est transformé soit en sucres qui sont très abondants en hiver, et qui sont capables de retenir l'eau par formation d'hydrates, soit en graisses chez certains Conifères.

Les différentes fonctions de la feuille en hiver : respiration, transpiration, assimilation chlorophyllienne, sont très ralenties, sinon arrêtées.

En fait, tout facteur protégeant les protéines contre la précipitation et empêchant la séparation des colloïdes et de leur eau d'imbibition augmente la résistance du froid.

Conclusions générales

Les sucs cellulaires végétaux n'ont pas de pression osmotique caractéristique : celle-ci varie suivant un grand nombre de facteurs. Ces variations ne se rapportent pas à une plante considérée, mais plutôt au stade de développement de cette plante. Aussi à une même époque les Δ de plantes diverses, au même état de leur croissance et poussant dans des conditions identiques, sont bien plus semblables entre elles que les Δ d'une même plante à différentes époques de l'année, et quelquefois même à différentes heures du même jour. Il en résulte que pour des plantes croissant dans les mêmes conditions, les variations de pression osmotique sont très semblables. Celle-ci, très élevée chez les bourgeons d'arbres à feuilles caduques, diminue pendant la croissance des jeunes feuilles et croît ensuite pendant l'été et l'automne jusqu'à leur chute.

Le Δ des feuilles persistantes varie suivant un cycle qui se reproduit annuellement. Il est maximum en hiver chez les vieilles feuilles ; il diminue au printemps jusqu'à une valeur très voisine de celui des feuilles nouvelles, puis il augmente régulièrement chez les vieilles feuilles aussi bien que chez les jeunes jusqu'en hiver.

Du point de vue chimique nous concluons comme *Dixon* et *Atkins* (42) que les variations de pression osmotique sont dues surtout aux fluctuations que subissent les hydrates de carbone solubles.

Bibliographie

1. ANDRÉ. — Sur la composition des liquides qui circulent dans le végétal, 1906. *C. R. Acad. d. sc.* t. CXXXXII, p. 106.
2. ANDRÉ. — Sur les variations de l'acide phosphorique et de l'azote dans les suc des feuilles de certains végétaux. *Idem.* t. CXXXXII, p. 276.
3. ANDRÉ. — Etude des variations de l'azote et de l'acide phosphorique dans les suc d'une plante grasse. *Idem.* t. CXXXXII, p. 902.
4. ANDRÉ. — Sur la composition des suc végétaux extraits des racines. *Idem.* t. CXXXXIII, p. 972.
5. ANDRÉ. — Sur la composition des suc végétaux extraits des racines et des feuilles, 1907. *Idem.* t. CXXXXIV, p. 276.
6. ANDRÉ. — Sur la constance de la composition des suc végétaux obtenus par des extractions successives, 1907, *Idem.* t. CXXXXIV.
7. ANDRÉ. — Sur la filtration des suc végétaux, 1922, *Idem.* t. CLXXV, p. 286.
8. APSIT et GAIN. — Les graines tuées par anesthésie conservent leurs propriétés diastasiques, 1909, *C. R. Acad. d. sciences*, t. CXXXXIX, p. 58.
9. ATKINS (voir Dixon et Atkins). — Cryoscopic determination of the osmotic pressures of some plant organs, 1910. *Sc. Proceedings of the Roy. Dublin Soc.*, t. XII, N° 34, p. 463.
10. ATKINS (voir Dixon et Atkins). — Oxydases and their inhibitors in Plant tissues, 1913. *Idem.* t. XIV, p. 144.
11. BAROULINA E. I. The Winter resistance of Cereals, 1923. *Ann. Inst. Agron. Saratov.* t. I, p. 42-57.
12. BEACH S. A. and ALLEN F. W. Hardiness in the apple as correlated with structure and composition. 1925. *Iowa Agr. Exp. Sta. Research Bull.* XXI.
13. BLUM, Gebh. Zur Kenntnis der Grösse und Schwankung des osmotischem Druckes 1916. *Inang Dissert. Freiburg i. d. SCHWEIZ*, 133 pp.
14. BOTAZZI. — Das cytoplasma und die Körpersäfte, 1910-

1911. *Handb. d. vergleichen den physiologie*, pp. I à 460.
15. BROcq-ROUSSEU et GAIN. — Sur la durée de la peroxydase des graines. *C. R., Acad. d. sc.* Décembre 1907.
16. BROcq-ROUSSEU et GAIN. — Sur la présence de l'amylase dans les vieilles graines. *Idem.* Février 1909.
17. BROcq-ROUSSEU et GAIN. — Oxydase et peroxydiastase des graines, février 1909, *Revue générale de Botan.*
18. CAVARA. — Risultati di una serie di crioscopiche sui vegetali, 1905. *Contribuzioni alla biologia vegetale*, vol. IV.
19. CHANDLER W. H. The killing of plant tissue by low temperature 1913. *Mo. Agr. exp. Sta. Research Bull.* t. XIV, p. 141-309.
20. CHAUSSIN. — Etude du milieu intérieur et des tissus insolubles au cours du développement du blé. Influence d'un engrais minéral complet, 1925. Ext. des *Ann. de la sc. agronomique française et étrangère*, n° 3, mars-avril 1925.
21. COLIN. — Betterave sucrière et betterave fourragère, 1924. *C. R. Acad. d. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 2120.
22. COLIN et GRANDSIRE. — Structure et chimisme dans la betterave, 1925. *Idem*, t. CLXXIX, p. 599.
23. COMBES (R.). — Les opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques qui accompagnent la chute des feuilles, 1911. *Revue gén. d. Botan.*, t. XXIII, p. 129.
24. COMBES (R.) et KOHLER (D.). — Rôle de la respiration dans la diminution des hydrates de carbone des feuilles pendant le jaunissement automnal, 1922. *C. R. de l'Acad. d. Sc.*, t. CLXXV, p. 406.
25. COMBES (R.) et KOHLER (D.). — Etude biochimique de la chute des feuilles, 1922. *Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. XXII, p. 539-545.
26. COMBES (R.). — Migration des substances azotées pendant le jaunissement des feuilles des arbres, 1924. *Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. XXIV, p. 43-48.
27. COMBES (R.). — Emigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres, au cours du jaunissement automnal, 1926. *Rev. gén. de Botan.*, t. XXXVIII-XXXIX, pp. 430, 510, 563, 632, 673.
28. COMBES (R.) et ECHEVIN (R.). — Variations des matières organiques, des matières minérales et, en particulier, du calcium dans les feuilles des arbres pendant le jaunissement automnal, 1926. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CLXXXII, p. 1557.
29. COMBES (R.). — Absorption et migration de l'Azote chez les plantes ligneuses, 1927. *Ann. de physi. et de physicochimie biol.*, t. III.

30. COMBES (R.) et ECHEVIN (R.). — Vitesse de l'émigration automnale des substances azotées des feuilles vers les tiges chez les plantes ligneuses, 1927. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CLXXXV, p. 1.060.
31. COMBES (R.) et PINEY (M.). — Protéolyse et Protéogénèse chez les plantes ligneuses au début de la période active de végétation, 1929. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CLXXXVIII, p. 79.
32. COMBES (R.) et PINEY (M.). — Protéolyse et Protéogénèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne, 1929. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CLXXXIX, p. 942.
33. COVILLE (F.-Y.). — The influence of cold in stimulating the growth of plants, 1920-1921. *Jour. Agr. Research*, t. XX, p. 151.
34. DELEANO (N.-T.) et ANDREESCO (M.). — L'absorption et la migration négative de l'Azote dans les feuilles de *Salix Fragilis* L., 1931. *Bull. de la Soc. de Cluj*. (Roumanie), t. VI, p. 209.
35. DEMOUSSY. — Sur la localisation des acides et des sucres dans les fruits charnus, 1915. *C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CLXI, p. 443.
36. DIXON. — Variations in the permeability of leaf cells., 1924. *Sc. Proceedings Roy., Dublin Soc.*, t. XVII, p. 349.
37. DIXON et ATKINS. — On osmotic pressure in plants and on a thermo-electric method for determining freezing points. *Sc. Proceeding Roy., Dublin Soc.*, t. XII, p. 275.
38. DIXON et ATKINS. — Changes in the osmotic pressure of the developing leaves of *Syringa Vulgaris*. *Idem.*, t. XIII, p. 419.
39. DIXON et ATKINS. — Variations in the Osmotic Pressure of the sap of *Hilex Aquifolium*. *Idem.*, t. XIII, p. 429.
40. DIXON et ATKINS. — Variations in the Osmotic Pressure of the sap of *Hedera Helix* leaves. *Idem.*, t. XII, p. 439.
41. DIXON et ATKINS. — Methods of extracting sap from plants organs. *Idem.*, t. XIII, p. 422.
42. DIXON (H. H.) et ATKINS (W. R. G.). — Osmotic Pressure in plants : V seasonal variations in the concentration of the cell sap of some deciduous and evergreen trees, 1915. *Sc. Proc. Roy., Dublin Soc.* (U. S.), 1915, t. XIV, p. 445-461.
43. DIXON (H. H.) et ATKINS (W. R. G.). — Osmotic Pressure in plants IV. On the constituents concentration of the sap in the conducting tracts and on the circulation of carbohydrates in plants, 1915. *Sc. Pro. Roy., Dublin Soc.*, t. XIV, p. 374-392.
44. DIXON et ATKINS. — Osmotic Pressure in plants VI on the

- composition of the sap in the conducting tracts of trees at different levels and at different seasons of the year, 1916. *Sc. Proc. Roy., Dublin Soc.*, t. XV, p. 51-62.
45. DIXON et BALL. — On the extraction of the sap from living leaves, by means of compressed air. *Idem.*, t. XVII, p. 263.
 46. DIXON (H. H.) and MASON (T. G.). — *Sc. Proc. Roy., Dublin Soc.*, N. S., 1920, p. 1.
 47. DOYLE (J.) et PHYLLIS (Clinch.). — The catalase content of Conifer leaves with notes on its measurement 1928. *Proc. Roy., Irish. Acad.*, t. XXXVIII, p. 128-147.
 48. DEBUSSON (M.). — Recherches sur la répartition du manganèse dans les végétaux. 1929. *Ann. de physiol. et de Physicochim. Biol.*, t. V. p. 845-856.
 49. DRABBLE (E.) et DRABBLE (H.). — The relation between the osmotic strength of the cell sap in plants and their physical environment. 1907. *Biochim. Journ.*, t. II. p. 117-132.
 50. DULK (L.). — Untersuchung der Buchenblätter in ihren verschiedenen Wachstumszeiten. 1875. *Landw. Versuchsstat.*, t. XVIII. p. 188.
 51. ECHEVIN R. — Variations de la matière minérale des feuilles au cours du jaunissement automnal, 1927. *Rev. gén. de Botan.* t. XXXIX, p. 405-419, suite : p. 488-514.
 52. ECHEVIN R. — L'azote, le Phosphore et le Soufre chez les plantes ligneuses à feuilles caduques, *Rev. gén. de Botan.* 1931.
 53. FERNALD E. I. — The inhibition of bud development as correlated with the osmotic concentrations of sap. 1925. *Amer. Jour. of Botan.*, t. XII, p. 287-305.
 54. FISCHER A. — Beiträger zur Physiologie der Holzgewächse, 1891. *Wiss. Bot. (Pringsheim)*, t. XXII. p. 73-160.
 55. FITTING. — Die Wassersorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstepflanzen. 1911. *Zschr. für Botanik*, t. III, n° 4, pp. 209-289.
 56. FLICHE P. et GRANDEAU L. — Recherches chimiques sur la composition des feuilles, modifications résultant de l'âge et de l'espèce 1870. *Ann. de Chim. et Phys.*, 8^e série p. 486.
 57. DE FOREST HEALD. The electrical conductivity of plant juices, 1932. *Bot. Gaz.*, vol. XXXIV, p. 451.
GAIN (voir Brocq-Rousseu et Gain, et Apsit et Gain).
GATIN (voir Marie et Gatin).
 58. GAIL F. W. — Osmotic pressure of the cell sap and its possible relation to winter killing and leaf fall. 1926. *Bot. Gaz.*, Vol. CXXXVIII, p. 434-445.

59. GAIL F. W. and CONE Wm. H. Osmotic pressure and PH measurements on cell sap of pinus ponderosa. 1929. *Bot. Gaz.* CXXXVIII., p. 437-442.
60. GIRARD. — Schéma physique pour servir à la nutrition minérale de la cellule, 1919. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CLXVIII, p. 1335.
61. GIRARD. — Relation entre l'état électrique de la paroi de la cellule et sa perméabilité, 1919, *Idem*, t. CLXIX, p. 94.
GRANDSIRE (voir Colin et Grandsire).
62. GUIGNARD. — Influence de l'anesthésie et du gel sur le dédoublement de certains glucosides chez les plantes, 1909, *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIX, p. 91.
63. GUIGNARD. — Le haricot à acide cyanhydrique. Etude historique, botanique et chimique. Nouveau procédé pour déceler l'acide cyanhydrique. 1906. *Bull. des Sc. pharm.*, t. XIII.
64. GUIGNARD. — Nouveaux exemples de rosacées à acide cyanhydrique, 1906. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXIII, p. 451.
65. GORTNER R. A. et HARRIS J. A. — Notes on the technique of the determination of the depression of the freezing point of vegetable saps, 1914. *Plant World*, t. XVII, p. 49-53.
66. GORTNER, LAWRENCE et HARRIS. — The extraction of the sap from plant tissues by pressure. 1916. *Biochem. Bul.*, t. V, p. 139-142.
67. GORTNER R. A. and HOFFMAN W. F. — Evidence of a structure in gelatin gels. 1922. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, t. XIX, p. 257.
68. GOVOROFF L. I. — The diverse characters of Winter and Spring forms of cereals in connection with the problem of hardness in Winter crops. 1922-1923. *Trudy Prikl. Bot. i Seleck.*, t. XIII, p. 525-559.
69. GUSTAFSON G. F. — Hydrogen-ion concentration gradient in plants 1924. *Amer. Jour. of Bot.* Vol. II, p. I-7.
70. HAAS A. R. — The acidity of plant cells as shown by natural indicators 1916. *Jour. Biol. Chem.* Vol. 27, n° 1, p. 233.
71. HAAS A. R. C. Studies on the reaction of plant juices. 1920, *Soil sc.*, t. IX, p. 341-369.
72. HALMA F. F. et HAAS A. R. C. Effect of sunlight on sap concentration of citrus leaves. 1928. *Bot. Gaz.*, 86, p. 102-107.
73. HARRIS J. A. On the osmotic concentration of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes. 1918. *Amer. Jour. Not.*, t. V., p. 490-506.

74. HARRIS J. A. — On the osmotic concentration of the tissue fluids of desert loranthaceae, 1918. *Mem. Torrey Bot. Club* t. XVII, p. 307-315.
75. HARRIS J. A. and LAWRENCE J. V. On the osmotic pressure of the tissue fluids of Jamaican loranthaceae parasitic on various hosts, 1916. *Amer. Jour. Bot.*, t. III, p. 438-455.
76. HARRIS et collaborateurs. — Maximum values of osmotic concentration in plant tissue, fluids, 1921. *Proc. Soc. Exp. Biol. and med.*, t. XVIII, p. 106-109.
77. HARRIS, GORTNER et LAWRENCE. —
1° On the differentiation of the leaf tissue fluids of ligneous and herbaceous plants with respect to osmotic concentration and electrical conductivity, 1921. *Jour. gen. Physiol.*, t. III, p. 343-345.
78. 2° Osmotic concentration and electrical conductivity of tissue fluids of ligneous and herbaceous plants, 1921 *Jour. Phys. Chem.*, t. XXV, p. 122-146.
79. HARRIS et LAWRENCE. — Cryoscopic determinations of tissue fluids of plants of the Jamaican coastal deserts. 1917. *Bot. Gas.*, t. CXIV, p. 285-305.
80. HARRIS et LAWRENCE. — The osmotic concentration of the sap of the leaves of mangrove trees. 1917. *Biol. Bul.*, t. XXXII, p. 202-211.
81. HARRIS et LAWRENCE. — The osmotic concentration of the tissue fluids of Jamaican mountain forest vegetation. 1917. *Amer. Jour. Bot.*, t. IV, p. 268-298.
82. HARRIS, GORTNER et LAWRENCE. — The relationship between the osmotic concentration of leaf sap and height of leaf insertion in trees. 1917. *Bul. Torrey. Bot. Club*, t. XLIV, p. 267-286.
83. HARRIS J. A. LAWRENCE J. V. et GORTNER R. A. — The cryoscopic constants of expressed vegetable saps as related to local environmental conditions in the Arizona deserts. 1916. *Physiol. Researches*, t. II, p. 149.
84. HARRIS, J. A., LAWRENCE J. V. et GORTNER R. A. — On the osmotic pressure of the juices of desert plants. 1915. *Science*, t. XVI, p. 656-658.
85. HARRIS J. A. et GORTNER R. A. — Notes on the calculation of the osmotic pressure of expressed vegetable saps from the depression of the freezing point with a table for the values of P for $\Delta = 0,001$ to $\Delta = 2,999^\circ$. 1914. *Amer. Jour. Bot.*, t. I, p. 75-78.
86. — an extension of these tables to $5,999^\circ$. 1915. *Amer. Jour. Bot.*, t. II, p. 418-419.
87. HARVEY R. B. — Relation of catalase, oxidase and H^+ concentration to the formation of overgrowths. 1920. *Amer. Jour. of Botany.*, t. VII, p. 211.

88. HARVEY R. B. — Hardening process in plants and developments from frost injury. 1918. *Journ. of Agr. Research.*, t. XV, p. 83-113.
89. HARVEY R. B. — Importance of epidermal coverings. 1919 *Bot Gaz.*, t. LXVII, p. 441-444.
90. HECKEL. — Influence des anesthésiques et du gel sur les plantes à coumarine. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXXIX, p. 829.
91. HOOKER H. D. — 1920. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, p. 204.
92. HURD, Annie May. — Acidity of corn and its relation to vegetative vigor. 1923. *Journ. Agr. Research.* t. XXV, p. 457.
- 92 bis. KANDJA. — Study of periodic variations of suction force (Diss. Univ. Freiburg).
93. KORSTIAN (C. F.). — Density of cell sap in relation to environmental conditions in the Wasatch mountains of Utah. 1924. *Journ. Agr. Research*, XXVIII, p. 845-922.
94. LADUREAU. — Sur les variations de la composition des jus de betteraves aux différentes pressions, 1885. *Ann. agronomiques*, t. XII, p. 290.
95. LAPICQUE (L.). — La cellule est-elle entourée d'une membrane semi-perméable ? 1925. *Annales de Physiologie*, t. 1, p. 85.
96. LAPICQUE (L.). — Sur la pression osmotique des algues marines. *C. R. de la Soc. de biol.*, t. LXXXV, p. 205.
97. LAPICQUE (L. et M.). — Quelques mesures de concentration moléculaire en chlore et en électrolytes et de concentration moléculaire totale chez les laminaires. 1921. *Idem*, t. LXXXV, p. 1135.
98. LAPICQUE et CHAUSSIN. — Sur les méthodes de mesure de la concentration moléculaire globale dans les tissus végétaux, 1924. *C. R. Soc. de biol.*, t. LXXXVI, p. 463.
99. LEWIS (W. C. P.) MERRIMAN (C. E.) et MORAN (T.). The hydration of acetic and hydrochloric acids and the factors determining the activity of the Hydrogen ion, 1923. *Jour. Amer. Chem. Soci.*, t. XLV ; p. 702-711.
100. LIDFORSS (B.). Die Wintergrüne flora. Eine Biologische untersuchung. 1907. *Lunds Univ. Arsskr.*, II, n° 13.
101. LOEB (J.). — A quantitative method of ascertaining the mechanism of growth and of inhibition of growth of dormant buds. 1917. *Science n. ser.*, t. XLV, p. 436.
102. LOEB (J.). — Proteins and the theory of colloidal behavior. 1922. pp. 292, New-York, 1922.
103. LUTMAN (B. F.). — Osmotic pressures in the potato plant at various stages of growth. 1919. *Amer Journ. Bot.*, t. VI, p. 181-202.
104. MAC DOUGAL (D. T.). — Hydration and growth. 1920. *Carnegie Inst. Wash* ; Pub. 297.

105. MAC DOUGAL (D. T.) et CANNON (W. A.). — The conditions of parasitism in plants. 1910. *Publ. Carn. Inst.*, Washington 129.
106. MAMELLI. — Sulla conducibilita der succhi et dei tessuti vegetali. 1908. *Atti del R. Istit. Botan. di Pavia*, vol XII.
107. MAQUENNE. — Accumulation du sucre dans les racines de betteraves 1895, *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXI, p. 834.
108. MAQUENNE. — Sur la pression osmotique dans les graines germées, 1896, *Idem*, t. CXXIII, p. 898.
109. MAQUENNE. — Sur le poids moléculaire moyen de la matière soluble dans les graines en germination, 1897, *Idem*, t. CXXV, p. 576.
110. MARIE et GATIN. — Déterminations cryoscopiques effectuées sur des sucres végétaux, comparaisons d'espèces de montagne avec les mêmes espèces de plaine, 1911. *Ass. Fr. Avanc. des Sc.*, p. 492.
111. MARSH (R. S.). — Seasonal variation of sulfur content in certain tissues of the apple tree. 1923. *Bot. Gaz.*, t. LXXV, p. 400-413.
112. MARTIN (J. H.). — Comparative studies of Winter hardiness in wheat. 1927. *Jour. Agri. Research*, t. XXXV, p. 493-535.
- 112 bis. MASSON (T. G.). — Notes bot. *School Trinity College Dublin*, 1920, III, p. 105.
113. MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). — Sur certains phénomènes présentés par les noyaux sous l'action du froid. 1900. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, CXXX, p. 788.
114. MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). — Sur l'identité des modifications de structure produites dans les cellules végétales par le gel, la plasmolyse et la fanaison. 1901, t. CXXXII, n° 8, p. 495.
115. MAXIMOW (N. A.). — Chemische Schutzmittel der Pflanzen gegen erfrieren. 1912. *Ber. Deut. Bot. Gesell.*, t. XXX, p. 53-65.
116. MER (E.). — Influence de quelques causes internes sur la présence de l'amidon dans les feuilles. 1891. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, t. CXII, p. 248.
117. MEYER (B. S.). — Some critical comments on the methods employed in the expression of leaf saps. 1929. *Plant Physiol.*, t. IV, p. 103-112. ●
118. MEYER (B. S.). — Seasonal variations in the physical and chemical properties of the leaves of the pitch pine, with especial reference to cold resistance. 1928. *Amer. Jour. Bot.*, t. XV, p. 449-472.
119. MICHEL-DURAND (E.). — Variations des substances hydrocarbonées dans les feuilles. 1917. *Thèse Paris*, p. 79.

120. MIRANDE. — Influence exercée par certaines vapeurs sur la cyanogénèse végétale, procédé rapide pour la recherche des plantes à acide cyanhydrique. *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXXIX, p. 140.
121. MOLLIARD. — La nutrition de la plante, échanges d'eau et de substances minérales. Encyclopédie scientifique publiée sous la direction du Docteur Toulouse.
122. MULLER-THURGAU (H.). — Über das gefrieren und Erfrieren des Pflanzen. 1880. *Landw. Jahrb.*, t. IX ; p. 133-189.
123. MULLER-THURGAU. — Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen, 1886. *Landw. Jahrb.* XV, p. 453.
124. NEWTON (R.). — A comparative study of Winter wheat varieties with especial reference to Winter killing. 1922. *Jour. of Agri. Sc.*, Vol. XII, p. 1 à 19.
125. NEWTON (R.). — Colloïdal properties of Winter wheat plants in relation to frost resistance. 1924. *Jour. Agri. Sci.*, XIV p. 178-191.
126. NEWTON (R.). — The nature and the practical measurement of frost resistance in Winter wheat. 1924, *Alberta Uni. Col. Agr. research. Bul.*, t. I, p. 1-53.
127. NEWTON et GORTNER (R. A.). — A method for estimating hydrophillic colloïd content of expressed plant tissue fluids. 1922. *Bot. Gaz.*, t. LXXIV, p. 442.
128. NEWTON (R.) et BROWN (W. R.). — Seasonal changes in the composition of Winter wheat plants in relation to frost resistance. 1926. *Jour. Agri. Sc.*, t. XVI, p. 522-538.
129. NEWTON (R.) BROWN (W. R.). AND MARTIN (W. M.). — The extraction of plant tissue fluids and their utility in Physiological studies. 1926. *Plant. Physiol.*, t. I, p. 57-65.
130. NICOLOSI-RONCATI. — Ricerche su la conduttività elettrica e la pression osmotica nei vegetali, 1907. *Bulletino dell' Orto Botanica della Università di Napoli*, 1910.
131. OSTERHOUT (W. J. V.). — The effect of alkali on permeability. 1914. *Jour. Biol. Chem.*, t. XIX, p. 335-343.
132. OSTERHOUT (W. J. V.). — The effect of acid on permeability. 1914. *Jour. Biol. Chem.*, t. XIX, p. 493-501.
133. OSTERHOUT. — Conductivity as a measure or permeability, 1918. *Jour. of Biological chemistry*, vol. XXXVI, n° 3.
134. OSTERHOUT. — A method of measuring the electrical conductivity of living tissues, 1918. *Journ. of Biol. Chem.*, vol. XXXVI, p. 557.
135. PANTANELLI (E.). — Sulla resistenza delle piante al freddo. 1918. *Atti. R. Accad. Naz. Liucci. Rend. Cl. Sci. Fis. Mat. e Nat.*, t. XXVII, p. 126-130.
136. PETIT (A.). — Untersuchungen über den Einfluss des frostes auf die Temperaturverhältnisse der Böden von verschiedener Physikalischer beschaffenheit. 1893. *Fprsch. Geb. Agr. Phy.*, t. XVI, p. 285-310.

137. PRESTON (J. F.) et PHILIPPS (F. J.). — Seasonal variations in the food reserve of trees. 1911. *Forest. Quart.*, t. IX, p. 232-243.
138. REED (H. S.) et HALMA (S. F.). — Further observations on the relations between growth and sap concentration in citrus trees. 1926. *Journ. of Agri. Research.*, t. XXXII, p. 1177-1193.
139. REED (H. S.). — Growth and sap concentration. 1921. *Jour. Agri. Research.*, t. XXI, p. 61-98.
140. ROBBINS (W. J.). — An isoelectric point for plant tissue and its significance. 1923, t. X, p. 412-439.
141. ROBBINS (W. J.) et SCOTT (I. T.). — Further studies on isoelectric points for plant tissue, 1925. *Jour. Agr. Research.*, t. XXXI, p. 385.
142. ROBERTS (F. H.). — Relation of Hardiness and other factors to protein content of wheat. 1921. *Jour. Agr. Research.*, Vol. 1.
143. ROSA (J. T.). — 1920, *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, p. 207.
144. ROSA (J. T.). — Investigations on the hardening process in vegetable plants ; 1921, *Missouri Agr. Exp. Sta. Research. Bull.*, t. XLVIII.
145. SACHS (J.). — Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. 1863. *Flora*, p. 200.
146. SAILLARD. — Betteraves et sucreries de betteraves. 1913. *Encyclopédie agricole publiée sous la direction de Wéry.*
147. SAILLARD. — Dosage du saccharose sur les betteraves ayant subi le gel et le dégel, 1915. *C. R. Acad. des Sc.* t. CLX, p. 360.
148. SALMON (S. C.). et FLEMING (F. L.). — Relation of the density of the cell sap to Winter hardiness in small grains. 1918. *Jour. Agr. Research.*, t. XIII. p. 497-506.
149. SCHROEDER (G.). — Beiträge zur Kenntnis des Mineralstoffgehaltes der Streumaterialien. 1875. *Tharand. Forstl. Jahrb.* XXV, p. 29.
150. SINNOT (C. A.). — Factors determining character and distribution of food reserve in woody plants, 1918. *Bot. Gaz.* LXVI, p. 162-175.
151. SPOEHR (H. A.). — 1919, *Carnegie Inst. Wash. Pub.* 287.
152. SPRECHER (Andréas). — Recherches cryoscopiques sur des sucres végétaux. 1921. *Rev. Gén. de Bot.*, tome XXXIII.
153. STALH (E.). — Zur Biologie des Chlorophylls. 1909. *Iena*, p. 143.
154. STRAUSBAUGH (P. D.). — Dormancy and Hardiness in the plum. 1921. *Bot. Gaz.*, p. 337.
155. SUTHERST. — The freezing point of vegetable saps and juices 1901. *Chemical news*, vol. LXXXIV, p. 234.

156. SWART (N.). — Die Stoffwanderung in abledenden Blättern. 1914. *Iena*, p. 10.
 157. TUCKER (G. M.) et TOLLENS (B.). — Über den Gehalt der Platanenblätter und Absterben der Blätter. 1900. *Jour. für Landwirsch.*, t. XLVIII, p. 39.
 158. VOIGTLÄNDER (H.). — Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen 1909. *Beitr. Biol. Pflanz.*, Bd. IX, Heft 3 p. 359.
 159. DE VRIES. — Zur Plasmolytischen methodik 1884. *Bot. Ztg.* 1884, p. 289.
 160. DE VRIES. — Plasmolytische studien über die Wand der Vakuolen. 1885 *Pringsheim Jahrb.*, B. D. 16, 1885, p. 465.
 161. WEAVER (J. E.) et MOGENSEN (A.). — Relative transpiration of coniferous and broad leaved trees in Autumn and Winter. 1919. *Bot. Gaz.*, t. LXVIII, p. 393-424.
 162. WEBER (R.). — Ein Beitrag zur Lärchenfrage. 1873. *Allg. Forst. und Jagd. Zeit.*, t. XLIX, p. 367.
 163. WEHMER (C.). — Zur Frage nach der Entleerung absterbender Organe insbesondere der Laubblätter. 1892. *Landw. Jahrb.*, t. X, p. 152.
 164. ZACHAROWA (T. M.). — Über den Einfluss Niedriger Temperaturen auf die Pflanzen. 1925. *Jahrb. Wass. Bot.*, t. LXV, p. 61-87.
-

TABLE DES RÉSULTATS NUMÉRIQUES ET DES GRAPHIQUES

TABLEAU I. — Comparaison des Δ des jus de presse et des bouillons	26
TABLEAU II. — Comparaison des Δ calculés d'après solutions éthérées et d'après bouillons	40
TABLEAU III. — Comparaison des Δ des jus de presse après pulpage et des bouillons	41
TABLEAU IV. — Influence de l'âge des feuilles sur le Δ	63
<i>Variations saisonnières chez :</i>	
TABLEAU V. — Ulmus Campestris	68
TABLEAU VI. — Acer Pseudoplatanus	69
TABLEAU VII. — Rubus fruticosus	70
TABLEAU VIII. — Buxus Sempervirens	71
TABLEAU IX. — Evonymus Europæus	72-73
TABLEAU X. — Hedera Helix	74-75
GRAPHIQUES correspondants aux tableaux V à X inclus	76-80
TABLEAU XI. — Variations automnales calculées d'après le même poids sec	101

TABLE DES MATIÈRES

PREMIERE PARTIE

Exposé des méthodes d'extraction des liquides cellulaires végétaux et de mesure de leur pression osmotique

I. <i>Historique des procédés d'obtention des liquides cellulaires</i>	12
II. <i>Etude des procédés d'extraction des sucs végétaux</i>	25
a) Pression sans traitement préalable	25
b) Méthode des anesthésiques	36
c) Pression après pulpage	40
d) Pression après refroidissement	45
e) Méthode du bouillon	45
III. <i>Méthodes de mesure de la pression osmotique des liquides cellulaires végétaux</i>	52
A) Cryoscopie	52
a) Thermomètre à mercure.	
b) Couple thermoélectrique.	
B) Tonométrie	53
a) Méthode de Barger.	
b) Méthode de Hill.	
Conclusions	54

DEUXIEME PARTIE

Etude des variations saisonnières de la concentration des sucs végétaux

I. <i>Méthode</i>	59
II. <i>Récolte des échantillons</i>	59
III. <i>Influence de certains facteurs sur le Δ</i>	62
a) Age des feuilles	62
b) Age de l'arbre	64
c) Habitat	64
d) Situation de la feuille sur l'arbre et exposition	64

c) Taille des arbres	66
f) Dimensions de la feuille	66
g) Conditions atmosphériques	66
IV. <i>Variations saisonnières du Δ.</i>	
A) <i>Printemps :</i>	
a) le bourgeon	81
b) les jeunes feuilles caduques et persistantes	82
c) les feuilles persistantes âgées	83
d) bibliographie et interprétation des résultats	85
B) <i>Eté :</i>	
a) résultats	92
b) bibliographie et interprétation	92
C) <i>Automne :</i>	
a) feuilles persistantes	96
b) feuilles caduques	98
c) étude de la chute des feuilles	98
d) résultats des mesures ramenées au même poids de substance sèche	99
e) résultats des mesures ramenées à un même nombre de feuilles	102
f) interprétation et résumé	102
D) <i>Hiver :</i>	
a) Résultats	106
b) Etude de l'adaptation au froid	107
1° influence du Δ	107
2° influence du poids sec	108
3° influence de la constitution des feuilles	108
4° influence du PH	109
5° influence de la composition chimique des feuilles	109
les hydrates de carbone	109
les graisses	110
les sels minéraux	110
les colloïdes	110
6° conditions de vie de la plante	113
E) Conclusion	114
RÉSUMÉ	116
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	121
BIBLIOGRAPHIE	122

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- 1° Technique de l'étude des courants d'action nerveux.
- 2° Le relief jurassien : ses conditions géologiques et structurales.

Vu et approuvé :

Paris, le 12 avril 1932,

Le Doyen de la Faculté des Sciences :

C. MAURAIN.

Cahors, Imprimerie Coueslant (*personnel intéressé*). — 44.356

